

UNIVERSITÉ DE GENÈVE

Département de biologie animale
Anatomie et physiologie comparées

FACULTÉ DES SCIENCES

Professeur H. Huggel

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

Institut de zoologie

Professeur A. Aeschlimann

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'ANATOMIE ET DE LA GAMÉTOGENÈSE CHEZ LE CARPOCAPSE

(*Laspeyresia pomonella* L.)

THÈSE

présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Genève
pour obtenir le grade de docteur ès sciences mention biologique

par

Michèle JACQUEMOUD-ODY

de

VAULRUZ (Fribourg)

Texte condensé de la thèse N° 1641, approuvée par la Faculté des sciences.

Des copies en microfilms du texte complet peuvent être obtenues auprès de la
Bibliothèque publique et universitaire de Genève.

Le texte complet peut être consulté à cette bibliothèque ou
à la Bibliothèque nationale suisse à Berne.

1974

Thèse N° 1641

GENÈVE

Editions Ariana

1975



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545917_0055

UNIVERSITÉ DE GENÈVE

Département de biologie animale
Anatomie et physiologie comparées

FACULTÉ DES SCIENCES

Professeur H. Huggel

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

Institut de zoologie

Professeur A. Aeschlimann

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DE L'ANATOMIE
ET DE LA GAMÉTOGENÈSE
CHEZ LE CARPOCAPSE**

(*Laspeyresia pomonella* L.)

THÈSE

présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Genève
pour obtenir le grade de docteur ès sciences mention biologique

par

Michèle JACQUEMOUD-ODY

de

VAULRUZ (Fribourg)

Texte condensé de la thèse N° 1641, approuvée par la Faculté des sciences.

Des copies en microfilms du texte complet peuvent être obtenues auprès de la
Bibliothèque publique et universitaire de Genève.

Le texte complet peut être consulté à cette bibliothèque ou
à la Bibliothèque nationale suisse à Berne.

Thèse N° 1641

GENÈVE

Editions Ariana

1975

La Faculté des sciences, sur le préavis du professeur H. Huggel, directeur de thèse et d'une Commission composée de Messieurs A. Aeschlimann (Institut de zoologie - Université de Neuchâtel) et G. Mathys (directeur général de l'OEPP - Paris), autorise l'impression de la présente thèse, sans exprimer d'opinion sur les propositions qui y sont énoncées.

Genève, le 28 février 1974

Le doyen:
Jean MULLER

Thèse N° 1641



A MES CHERS PARENTS

A CHRISTIAN

REMERCIEMENTS

Avant d'entreprendre l'exposé de ce travail, je tiens à remercier chaleureusement toutes les personnes qui ont, à des titres divers, contribué à l'élaboration de cette étude.

Que Monsieur le Professeur H. Huggel, directeur du Laboratoire d'Anatomie et Physiologie Comparées, reçoive mes vifs remerciements pour m'avoir accueillie dans son laboratoire et m'avoir suivie avec compréhension.

Que Monsieur le Professeur A. Aeschlimann, directeur de l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel, trouve ici le témoignage de ma profonde gratitude pour m'avoir constamment soutenue par ses conseils et ses encouragements pendant toute l'élaboration de ce travail.

Que Monsieur G. Mathys, directeur général de l'OEPP, à Paris, qui m'a fait l'honneur de bien vouloir faire partie du jury de thèse, reçoive mon profond respect.

J'exprime également mes remerciements sincères à toutes les personnes de la Station fédérale de Recherches agronomiques de Changins, en particulier à Monsieur G. Stahl, pour m'avoir aidée et fourni le matériel de ma recherche.

Mes remerciements vont également à Madame F. Seif et à Madame M. Millet, ainsi qu'à tous ceux qui m'ont apporté leur aide à la réalisation de ce manuscrit.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
MATERIEL ET METHODES	3
1. Matériel et élevage	3
2. Cycle évolutif en laboratoire	3
3. Méthodes	6
RESULTATS	
- CHAPITRE I : EVOLUTION DU SYSTEME GENITAL ET GAME- TOGENESE	11
Généralités	11
A. <u>Description du système génital adulte de L.pomonella</u>	12
1. Système génital mâle adulte	14
2. Système génital femelle adulte	14
B. <u>Développement du tractus génital</u>	16
1. Développement du tractus génital mâle	16
2. Développement du tractus génital femelle	19
C. <u>Gamétogenèse</u>	21
1. Evolution testiculaire et spermatogenèse	21
1.1 Déroulement des processus spermatogénétiques chez le Carpocapse	23
1.2 Les diverses phases de la spermatogenèse	25
1.3 Spermiogenèse	32
1.4 La spermatogenèse chez la nymphe et l'imago	35
1.5 Croissance et métamorphose testiculaire	36
2. Ovogenèse et vitellogenèse	39
2.1 Déroulement des processus ovogénétiques chez L.pomonella	41
2.2 Evolution de la gonade et premières étapes de l'ovogenèse	51

- CHAPITRE II : EXPERIMENTATION (REPRODUCTION ET PONTE)	54
1. Généralités	54
2. La reproduction et la ponte chez <i>L.pomonella</i>	55
RESULTATS	
I. <u>L'accouplement et la ponte</u>	57
1. Ponte des femelles vierges	57
2. Influence de la présence des mâles sur la ponte sans accouplement possible	58
3. L'accouplement et la ponte en fonction du nombre d'individus	59
3.1 Accouplement et ponte en fonction d'un seul couple	60
3.2 La ponte en fonction de plusieurs mâles pour une femelle vierge	61
3.3 La ponte de plusieurs femelles vierges pour un mâle vierge	64
4. La ponte et l'accouplement en fonction du nombre de couples	65
5. Comportement des individus avant et pendant l'accouplement	67
II. <u>Expérimentation sur le spermatophore</u>	69
1. Production du spermatophore et réceptivité des femelles ...	69
2. Capacité maximale d'un mâle à la formation de nouveaux spermatophores	70
III. <u>Expériences annexes</u>	71
1. La mobilité des spermatozoïdes	71
2. Le pouvoir fécondant des spermatozoïdes nymphaux	72
Tableaux des expériences	74
DISCUSSION ET CONCLUSIONS	79
RESUME	88
BIBLIOGRAPHIE	89
LISTE DES ABREVIATIONS DES PLANCHES I à XIII	105
PLANCHES I à XIII	111

INTRODUCTION

Le Carpocapse (Laspeyresia pomonella L.) est un Micro-lépidoptère appartenant à la famille des Tortricidae. Cet insecte est un ravageur des arbres fruitiers, en particulier des pommiers. De nombreux auteurs se sont donc penchés sur le problème de la lutte intégrée en vue de combattre le Carpocapse dont les dégâts sont considérables. Actuellement, les recherches concernant la lutte biologique de L.pomonella se concentrent principalement sur l'utilisation des viroses (FALCON - 1968; KELLER - 1973), des phéromones et des hormones juvéniles.

Cependant, si la biologie générale de cet insecte est assez bien connue (BALACHOWSKI - 1939; BOVEY - 1949; COUTIN et GRISON - 1951; HANSEN - 1968; BRINTON - 1969; PROVERBS - 1969-1970; BENZ et WAGER - 1971; etc.), certains aspects de son anatomie, ainsi que divers phénomènes liés à la reproduction nécessitent encore des recherches approfondies. Ainsi, avons-nous trouvé utile, dans ce travail, de mettre l'accent principalement sur les gonades, leur développement, la gamétogenèse, ainsi que certains phénomènes concernant la copulation et la ponte; en effet, les travaux traitant de ce sujet sont, à notre connaissance, peu nombreux (LOPEZ - 1929; ALLMAN - 1930; WIESMANN - 1935; PRAVIEL - 1937; HAMSTEAD - 1950; GEOFFRION - 1959; BARNES - 1966; BENZ - 1970; DESEÖ - 1971).

En conséquence, notre étude comprendra deux parties principales :

1. Une étude anatomique traitant plus particulièrement des gonades en fonction du stade, de l'âge et du sexe de l'insecte.
2. Une étude expérimentale concernant certains aspects de la reproduction (accouplement, spermatophore) et de la ponte en fonction de l'âge, de l'état physiologique des partenaires et des conditions d'élevage.

Remarques

Ce texte étant un condensé de la thèse originale, nous avons renoncé aux chapitres moins originaux traitant de la morphologie et de l'anatomie générales du Carpacapse, sujets que nous avons également étudiés, mais qui ne diffèrent guère des résultats publiés par d'autres auteurs.

MATERIEL ET METHODES

1. Matériel et élevage

La tordeuse (L.pomonella), utilisée pour notre étude, provient d'un élevage permanent à la Station fédérale de recherches agricoles de Changins (Vaud). Les insectes sont aisément transportés dans nos laboratoires sous formes larvaire et nymphale. Selon le but recherché, le matériel est trié selon le sexe (sexage) et le stade (larve et nymphe), distribué en plusieurs lots et élevé de deux manières différentes :

- a) En incubateur (modèle "Cooled Incubator illuminated" de Gallenkamp) dans lequel les conditions d'élevage sont les suivantes :
- Lumière continue (photopériode nulle), assurée par la présence de 8 néons latéraux (daylight) de 4 watts chacun.
 - Température constante : 22,5° C
 - Pourcentage d'humidité : 80 % (solution saturée de chlorure d'ammonium).
- Les conditions de cet élevage sont convenables et ne s'écartent pas trop de celles utilisées à Changins (photopériode excepté).

b) En armoire frigorifique (modèle "Odag royal")

Une partie des larves du dernier stade (LV) et des nymphes est placée dans ce milieu (température constante : 10° C et obscurité) dans le but de maintenir ce matériel en latence (ralentissement du développement) et de disposer à volonté de chacun des stades à étudier.

2. Cycle évolutif en laboratoire (Fig. 1)

Le Carpopapse est un insecte à développement holométabole.

L'éclosion de l'oeuf donne naissance à une larve néonate (LI) de type éruciforme. Le développement larvaire dure 26 jours et comprend 5 stades (4 mues larvaires). Le dernier stade larvaire (LV) entre en nymphose (métamorphose) : c'est le stade prépupal (LVP). La durée de la nymphose est sensiblement la même dans les deux sexes, soit de 15 jours.

Pour des raisons pratiques (étude des gonades, de leur développement et de la gamétogenèse), nous avons subdivisé arbitrairement cette période en 4 âges, comme suit :

Age	I	:	nymphes de 1 à 3 jours
Age	II	:	nymphes de 3 à 6 jours
Age	III	:	nymphes de 6 à 9 jours
Age	IV	:	nymphes de 9 à 12 jours

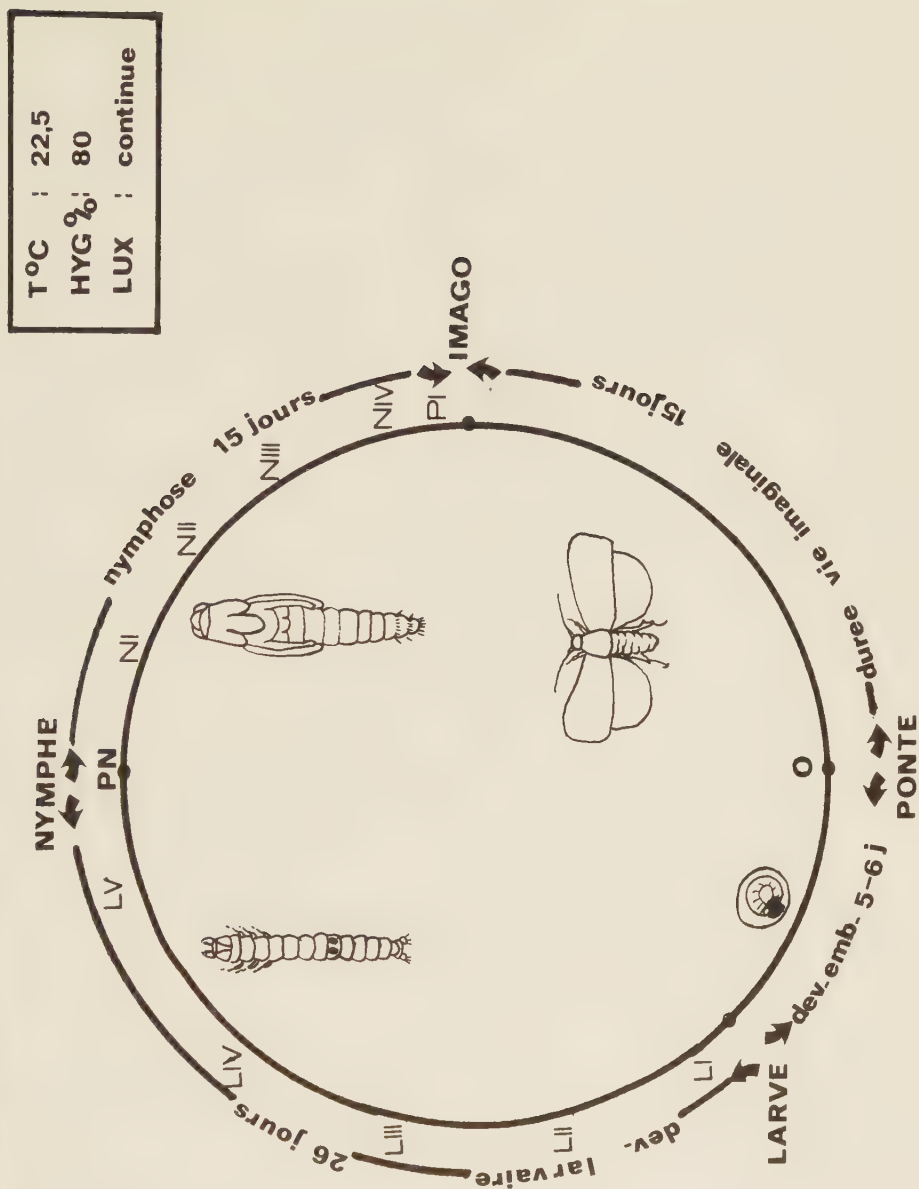
Les nymphes de 12 à 15 jours sont considérées comme des préimagos. A la fin de la nymphose, l'émergence des imagos a lieu. Ils sont alors, soit élevés isolément selon leur sexe, soit mis en copulation (étude de la reproduction et obtention des stades larvaires LI). Dans ce cas, l'accouplement se réalise avec des femelles de 2 jours. La ponte a lieu 24 heures après la copulation. Chaque femelle dépose, en moyenne, 80 à 150 oeufs. Le développement embryonnaire dure 5 à 6 jours.

Les adultes sont élevés dans des récipients de plastique dont le volume est suffisant pour assurer un vol adéquat. Chacun d'eux renferme 20 individus (par sexe ou par couple). Ils sont nourris à l'eau.

Remarques

- Les stades larvaires intermédiaires (LII, LIII, LIV) sont recueillis à partir de pommes découpées (élevage de Changins).
- Nous avons étudié plus particulièrement (Anatomie, Histologie et Expérimentation) les stades suivants : LV, nymphes et imagos des deux sexes.
- Les stades larvaires LI à LIV ont été surtout utilisés pour l'étude du développement des gonades et de la gamétogenèse, comparativement aux stades précités.

FIG. 1 CYCLE VITAL EN LABORATOIRE.



En résumé, les divers types d'individus à disposition sont les suivants :

a. Stades larvaires (mâles et femelles)

- LI : larve néonate issue des oeufs pondus en incubateur
- LII, III, IV : stades larvaires intermédiaires recueillis à partir de pommes découpées (élevage de Changins).
- LV : dernier stade larvaire, provenant de l'élevage de Changins et maintenu en armoire frigorifique à 10° C.
- LVP : stade prépupal, en début de nymphose.

b. Stades nymphaux (mâles et femelles)

- NI : nymphe de 1 à 3 jours
- NII : nymphe de 3 à 6 jours
- NIII : nymphe de 6 à 9 jours
- NIV : nymphe de 9 à 12 jours
- N(P) : stade préimaginal, nymphe de 12 à 15 jours.

c. Stade imaginal (mâles et femelles)

Eclosion en incubateur. Durée de vie imaginale : 8 à 15 jours.

Dans nos conditions d'élevage, la durée du développement des différents stades est la suivante (Fig. 1) :

- a) embryonnaire : 5 à 6 jours
- b) larvaire : 26 jours (élevage de Changins)
- c) nymphal : 15 jours

3. Méthodes

- a) Dissection : l'insecte est anesthésié soit à l'éther, soit au chloroforme, quelques minutes seulement. Il est ensuite disséqué, sous la loupe binoculaire (modèle Wild M5), dans une solution physiologique de Ringer, adaptée aux insectes :

NaCl	(3, 5 g)	} dans 500 cc H2O distillée
KCL	(0, 1 g)	
NaHCO3	(0, 1 g)	
CaCL2	(0, 1 g)	

Lors de cette intervention divers types d'organes sont prélevés (tube digestif, cerveau et gonades) et fixés, après avoir été soigneusement désinés in situ.

b) Histologie

La présence de la chitine est un obstacle considérable à la fixation, à l'emparaffinage et au débitage des coupes. Aussi, diverses techniques de préfixation sont indispensables. Nous avons donc eu recours aux méthodes suivantes :

- Fixation totale : immersion totale de l'individu dans le fixateur, pendant deux heures, puis perforation de la cuticule à l'aide d'une aiguille montée fine.
- Fixation par "tronçons" : section et fixation de l'individu en 3 parties (tête, thorax, abdomen).
- Utilisation de détergents : ramollissement du tégument. Techniques de MEOLA (1970) et de BARROS-PITA (1971).
- Ramollissement des blocs de paraffine entamés que l'on plonge quelques heures dans le mélange suivant :
H2O dist. : 37ml; Glycerocolle : 1ml; Triton : 1g (à 1 %)
- Extraction du tégument chitineux (LUSCHER, communication personnelle)
Préfixation au liquide de Bouin et extraction mécanique du tégument chitineux.

= Fixateurs (voir tableau 1)

Toute fixation a lieu sous vide. Les fixateurs les plus couramment utilisés sont le Bouin-Dubosq et le Morricard (DUPOIS - 1964). Les pièces sont enrobées au paraplast.

= Confection des coupes

Elle est réalisée sur un microtome, modèle "Leitz". L'épaisseur des coupes est variable selon le but recherché : topographie générale de 7 à 10 µm;

cytologie de 3 à 5 μ . Les insectes fixés in toto et les divers organes sont coupés dans les 3 plans (frontal, sagittal et transversal).

= Colorations (voir tableau 2)

De nombreuses colorations ont été appliquées et choisies selon leur sélectivité; les plus couramment utilisées sont l'Hémalun-Eosine, l'Hématoxyline de Weigert et la Paraldéhyde-Fuchsine.

Remarques

Les dessins et les reconstructions sont effectués sur un Visopan (modèle "Reichert").

Les photographies sont prises sur un photomicroscope (modèle "Wild" M20).

Mises à part certaines techniques spéciales, nous avons eu recours aux traités histologiques suivants : LANGERON (1949), DU BOIS (1966) et GABE (1968).

c) Technique des Semi-Fines

= Marche à suivre

- Préfixation au Glutaraldéhyde (5 %) + Paraformaldéhyde (4 %).... 16 h
- Lavage dans un tampon cacodylate (pH : 7,2) 2 h
- Postfixation à l'Osmium (0s04) 2 h
- Déshydratation dans la série alcoolique
- Oxyde de Propylène : Durcupan (1 : 1)
- Durcupan pur
- Polymérisation à l'étuve (60° C) 24 h
- Coupes à l'ultramicrotome (modèle "Porter Blum").
- Epaisseur des coupes : 1/2 μ .
- On utilise des couteaux de verre.

= Colorations

Mélange Bleu-Azur + Bleu de Méthylène

Vert de Méthyl

Azan

N.B. Les colorations au Vert de Méthyl et à l'Azan nécessitent une dissolution du Durcupan dans un mélange de Sodium métallique + Alcool méthylique (à 60° C).

= Matériel fixé

- Systèmes reproducteurs des deux sexes.
- Organes : ovaires à des stades divers du développement et en divers états physiologiques.
testicules à des stades divers du développement.
- Fixation in toto

Nous avons tenté de fixer, in toto, les divers stades des deux sexes (larve, nymphe et imago). Les insectes sont anesthésiés à l'éther. Seuls les imagos sont plongés quelques minutes dans de l'alcool 70° (élimination des écailles).

On procède ensuite à la préfixation au Glutaraldéhyde (2 h), après quoi les préparations sont sectionnées en deux tronçons (tête + thorax-abdomen). La fixation a lieu sous vide. La postfixation à l'Osmium n'est pas toujours appliquée. On remarque que la polymérisation du Durcupan n'est pas totale (le centre du bloc garde une consistance molle), la qualité des coupes n'est donc pas toujours satisfaisante.

TABLEAU 1 : FIXATEURS

FIXATEURS	UTILISATIONS	RESULTATS
Anderson (1964)	Vitellus	+
Barros-Pita (1971)	Insecte in toto	+
Bouin-aqueux (Allen)	Tous tissus	+ -
Bouin-alcoolique (Bouin-Dubosq)	Insecte/ovaire	+ -/+
Liquide de Clarke (Carnoy I)	Ovaire	-
Liquide de Carnoy (Carnoy II)	Ovaire	-
FAA(formol-alc .80° -ac .acétique)	Insecte (oeil)	-
Flemming (modif.Gray)	Ovaire	-
Formol 10 %	Tous tissus	+ -
Glutaraldéhyde (paraplast)	Insecte in toto	-
Glutaraldéhyde (epon)	Insecte in toto	-
Glutaraldéhyde (epon)	Ovaire / Testicule	+
Liquide de Halmi	Cerveau	+
Liquide de Helly	Ovaire	+ -
Technique de Lüscher	Insecte	+
Liquide de Meola (1970)	Objet dur	+ -
Da Fano (Morricard)	Insecte in toto/organes	+ -/+
Petrunkewitch	Objet dur	-
Suza de Heidenhain	Insecte in toto/organes	+ -/+
Zenker	Ovaire	+ -

TABLEAU 2 : COLORATIONS

COLORATIONS	UTILISATIONS	RESULTATS
Azan	Gonades	+ -
Bleu Alcian	Neurosécrétions	+
Bleu de Toluidine	Semi-Fines	+
Brachet	Gonades	+
Chromhématoxyline-Phloxine	SNC Insecte	+
Goldner	Tous tissus	+ -
Hémalun-Eosine	Tous tissus	+
Hématoxyline de Weigert	Gonades	+
Hémalun de Meyer	Tous tissus	+
Mann-Dominici	Gonades	+
Mann (Bleu de Méthyl-Eosine)	Gonades	+ -
Mann (variante Dobell)	Neurosécrétions	+ -
Mucicarmin	Mucus	+ -
Masson	Gonades	+
PAS	Gonades(glycogène, mucus)	+
Paraldéhyde-Fuchsine (PAF)	Neurosécrétions	+
Prenant (variante Gabe)	Tous tissus	-
Unna-Pappenheim	Gonades (acides nucléiques)	+

LEGENDE : + Résultats satisfaisants
 + - Résultats assez bons
 - Résultats peu satisfaisants

RESULTATS

CHAPITRE I : EVOLUTION DU SYSTEME GENITAL ET GAMETOGENESE

Généralités

Chez les insectes holométaboles, le système reproducteur n'est pas complètement développé pendant le stade larvaire (BABCOCK-1971). A ce stade, il n'est représenté que par deux gonades rudimentaires, bilatérales et dorsales. Chaque gonade se compose d'un tissu mésodermique somatique dans lequel se logent les cellules germinales précocement déterminées. La présence des cellules germinales est nécessaire à l'achèvement de la croissance de la gonade. Ce n'est qu'après la 3ème mue, généralement, que les gonades sont sexuellement différenciées. La gamétogenèse se déclenche peu après (NAISSE-1964). Cette dernière s'intègre donc au développement de la gonade où elle trouve les conditions physiologiques adéquates (BRIEN-1966).

Parallèlement à ce développement, il apparaît au second stade larvaire, un disque imaginal unique, en position médio-ventrale. Ce disque est à l'origine de l'ensemble des divers canaux qui constituent le tractus génital (KING-1970).

Au début de leur formation, chacune de ces ébauches (gonades et tractus génital) se développe indépendamment l'une de l'autre jusqu'au début de la période nymphale. L'origine des canaux reproducteurs semble être à la fois ectodermique et mésodermique (KING-1970). A la nymphose, des mouvements d'invaginations, issus de l'épithélium du disque imaginal, se développent et donnent naissance aux diverses ébauches du tractus génital (DOBHANSKI-1930; BODENSTEIN-1950). C'est pendant la nymphose que vont s'établir les connections entre gonades et canaux génitaux (KERKIS-1931).

Durant la période nymphale également, les gonades larvaires mâles d'un grand nombre de Lépidoptères évoluent en une gonade impaire imaginale (BOURGOGNE-1951). La métamorphose testiculaire ou normogenèse des Lépidoptères a été décrite par NOWOCK (1972).

Introduction

Nous relevons chez L.pomonella un certain nombre de similitudes : apparition d'un épaississement ectodermique médio-ventral, mouvements d'invaginations qui donnent naissance aux diverses ébauches du tractus génital, connection entre gonades et tractus génital et développement parallèle de ces derniers .

En comparant le développement du système génital entre les deux sexes, nous constatons qu'il existe un net décalage en ce qui concerne le moment où commence ce développement . En outre, comme la gamétogenèse s'intègre à l'évolution de la gonade, il s'ensuit que cet écart se retrouve dans le déclenchement de ce phénomène . En effet, le mâle de L.pomonella présente un précocité sexuelle plus marquée que la femelle, aussi bien pour le développement des gonades et des conduits génitaux que pour la gamétogenèse .

Il est important de souligner que les gonades du dernier stade larvaire (LV) sont sexuellement mûres . Nous y reviendrons plus loin (cf. p. 29) .

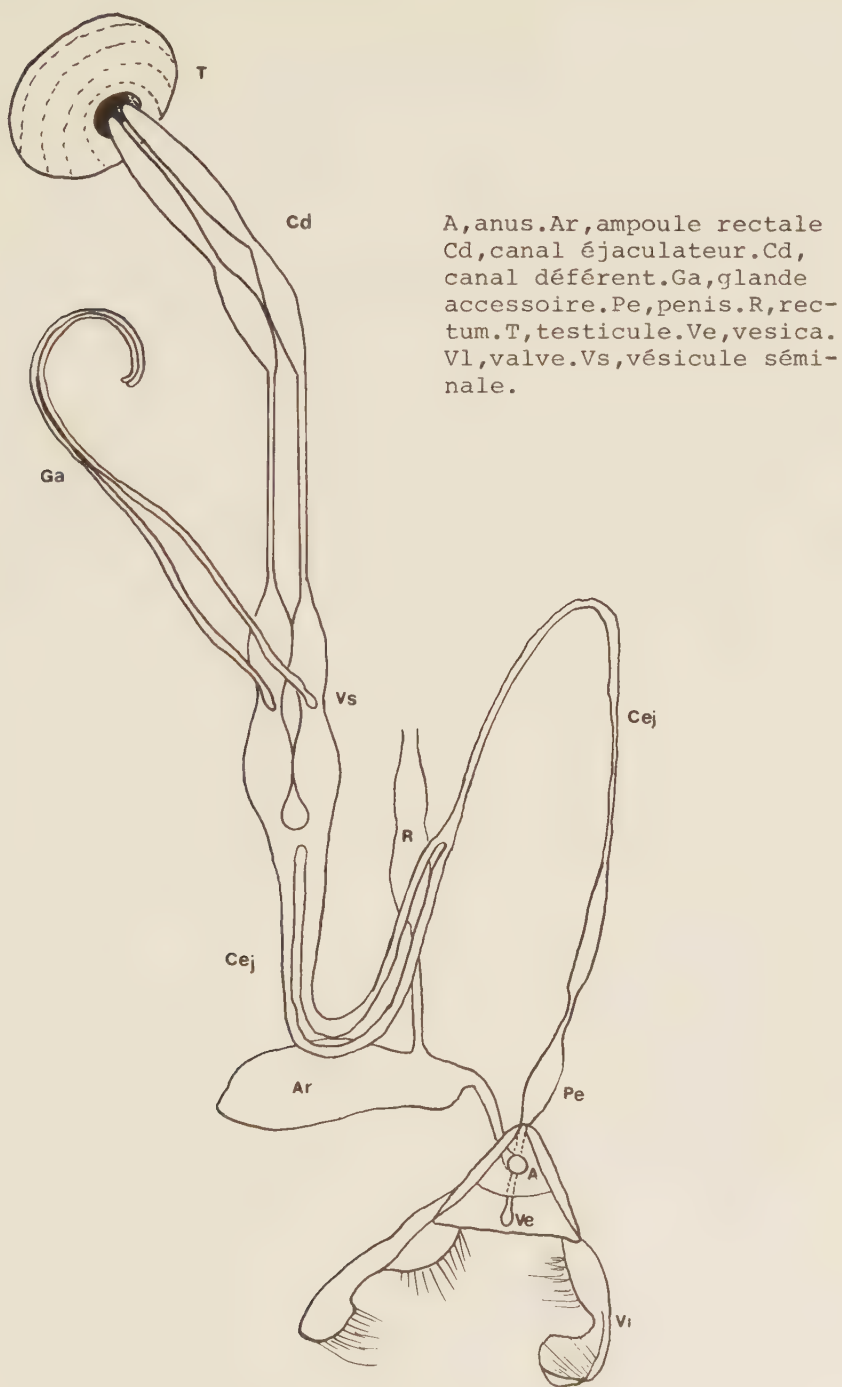
Pendant la nymphose, la métamorphose testiculaire est marquée par la fusion des deux gonades larvaires en un testicule impair .

A. DESCRIPTION DU SYSTEME GENITAL ADULTE DE L.pomonella

A notre connaissance, aucun travail concernant la description anatomique de l'appareil génital mâle du Carpocapse n'a été réalisé . Seul PRAVIEL (1937) décrit brièvement l'armature génitale de cette espèce dans le but d'une détermination systématique . BOURGOGNE (1951) nous donne quelques considérations générales communes aux Tortricidae . Les travaux de THIBOUT (1971) chez Acrolepia assectella nous ont été comparativement utiles .

Quant à l'anatomie de l'appareil génital femelle, les travaux sont également peu nombreux . Citons ceux de ALLMAN (1930), WIESMANN (1935), PRAVIEL (1937), GEOFFRION (1959) et de BARNES (1966) .

Fig. 2 : Schéma de l'appareil génital mâle adulte



1. Système génital mâle adulte (Fig. 2)

L'abdomen du mâle de L.pomonella se compose de 10 urites. Les deux derniers segments abdominaux participent à la formation de l'armature génitale, caractérisée par la présence de deux valves, fortement chitinisées.

Tout comme les Nymphalidae, la gonade mâle adulte est impaire, résultant de la fusion des deux testicules larvaires. Ce phénomène se réalise à la nymphose (cf. p. 36). Le testicule (T) est situé au niveau du 5ème segment abdominal, en position dorsale. Il se compose de 8 follicules, réunis à leur base par 8 canaux spermatiques ou efférents, courts. Ces canaux se soudent en 2 canaux déférents (Cd), séparés sur toute leur longueur. Au niveau de leur portion distale, ils se renflent en vésicules séminales (Vs) qui présentent un étranglement médian. A ce niveau, débouche une paire de glandes annexes ou accessoires (Ga). Faisant suite aux vésicules séminales, le canal éjaculateur (Cej), tout d'abord double (duplex), se réunit en un canal impair (simplex). Ce dernier traverse un renflement musculoux, le bulbe éjaculateur, avant de déboucher dans le pénis (Pe). La partie terminale du pénis, la vésica (Ve) est évaginable et pénètre, lors de la copulation, dans l'orifice de copulation de la femelle. L'orifice génital s'ouvre sur le 9ème sternite.

2. Système génital femelle adulte (Fig. 3)

L'abdomen de la femelle de L.pomonella se compose de 9 segments. L'armature génitale appartient au type ditrysien, comprenant donc deux ouvertures génitales : l'orifice de ponte (Op) qui s'ouvre au niveau du 9ème urite et l'orifice de copulation (Oc) qui se situe entre les 7ème et 8ème urites. Ce dernier est entouré d'une plaque génitale.

Le système génital se compose d'une paire d'ovaires (Ov) appartenant au type méroïstique polytrophe. Chaque ovariole converge vers un oviducte latéral qui s'unit à son symétrique pour former l'oviducte commun (Od). Ce dernier débouche sur un carrefour, le vestibulum conduisant au vagin (V). Celui-ci reçoit postérieurement les glandes collatérales (Gc), pourvues d'un réservoir collatéral (Rg) et antérieurement la glande spermathéciale (Gsp). Il s'ouvre sur l'orifice

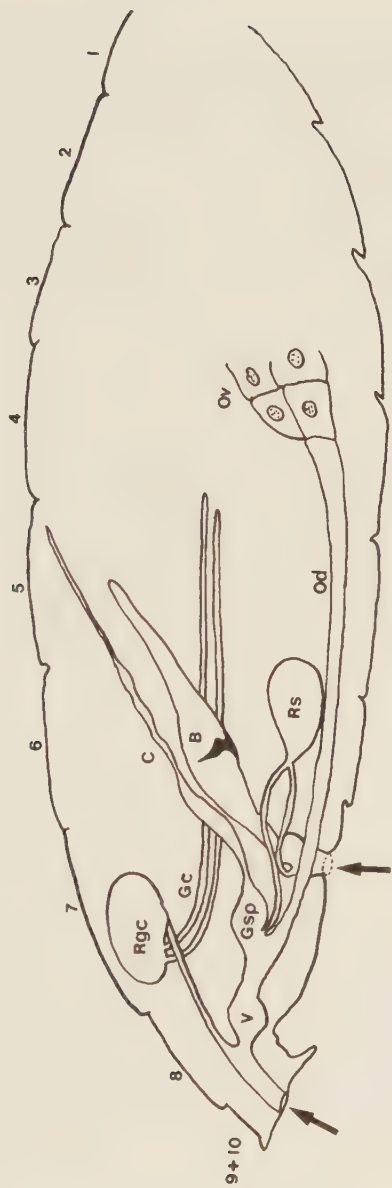


Fig. 3 : Schéma de l'appareil reproducteur femelle adulte (Allman, 1930)

B, bourse copulatrice. C, caecum de la glande spermathecale. Gc, glande collatérale. Gsp, glande spermathecale. Od, oviducte commun. Rgc, réservoir des glandes collatérales. Rs, réceptacle séminal. Ov, ovaire. V, vagin.

de ponte. L'orifice de copulation conduit à la bourse copulatrice (Bc). Un canal séminal relie la bourse copulatrice au réceptacle séminal (Rs) ou spermathèque, réalisant ainsi la liaison entre les deux parties de l'appareil génital.

B. DEVELOPPEMENT DU TRACTUS GENITAL

Nous venons de voir que le tractus génital de L.pomonella est issu de l'évolution d'un disque imaginal ventral, essentiellement ectodermique. Nous ne sommes pas en mesure de préciser si cet épaissement se compose également de mésoderme, comme le décrit KING (1970). On peut toutefois supposer que ces deux couches tissulaires sont présentes étant donné que l'histologie des divers canaux, chez les adultes des deux sexes montre un épithélium (ectoderme) entouré de tissu conjonctif et parfois musculaire (mésoderme).

Au début de la période nymphale, des mouvements d'invaginations s'installent et marquent le début de la formation du tractus génital. Pour le mâle, l'invagination a lieu chez la nymphe d'un jour, tandis que chez la femelle, il faut attendre le 6ème jour de la vie nymphale.

Le développement du tractus génital est parallèle à celui des gonades jusqu'au milieu de la période nymphale (nymphe de 6 jours pour le mâle, 9 jours pour la femelle), période durant laquelle vont s'établir les connexions entre gonades et canaux génitaux.

1. Développement du tractus génital mâle (Fig. 4)

- LV nymphosante (Fig. 4A)

On observe au niveau du 9ème sternite un épaissement ectodermique (Ep). De plus, on note la présence d'une ébauche, représentant probablement l'ébauche du futur canal éjaculateur (Eb). Les canaux déférents (Cd) sont rudimentaires, mais présents et se trouvent à proximité des testicules. Les gonades larvaires sont paires et composées chacune de 4 follicules. A la base de chaque follicule un canal

spermatique se différencie. De par leur situation topographique et leur développement indépendant des parties ectodermiques, on peut supposer que les canaux spermatiques et déférents ont une origine mésodermique.

- Nymphe 1 jour (NI) (Fig. 4B)

Le phénomène de fusion des deux gonades larvaires a lieu au stade prépupal. La nymphe du 1er âge est donc pourvue d'une gonade impaire, formée de 8 follicules et de 8 canaux spermatiques courts, occupant la base de chacun d'eux. C'est à ce stade que se manifestent les premiers mouvements d'invaginations (Inv), au niveau du 9ème sternite. Cette dépression marque ainsi l'emplacement du futur orifice génital.

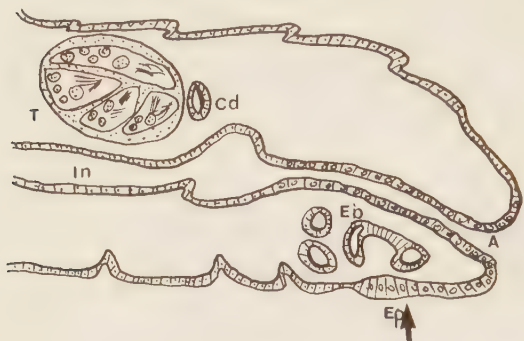
- Nymphe 6 jours (NII) (Fig. 4C)

A ce stade, le développement de l'ensemble du tractus génital a atteint un degré de différenciation plus élevé. En effet, on peut distinguer : les canaux déférents (Cd), les vésicules séminales, les glandes annexes (Ga), encore inactives et le canal éjaculateur qui débouche sur le pénis (Pe). On assiste à la connection des parties ectodermiques et mésodermiques des divers conduits génitaux. En fait, nous constatons que le tractus génital est continu, sans pour autant avoir mis en évidence le point de jonction précis entre les parties ecto- et mésodermiques; il nous est donc difficile d'affirmer avec certitude l'origine embryonnaire de chacune des diverses parties qui composent le tractus génital. L'orifice génital, maintenant bien visible, subit un déplacement ventro-dorsal (Og).

- Nymphe 9 jours (NIV)

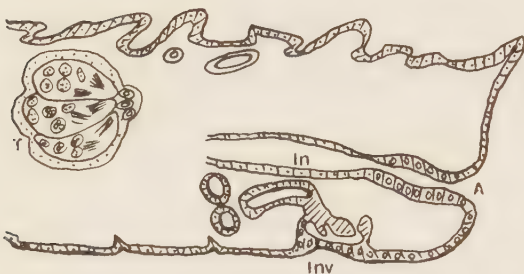
La différenciation de l'ensemble des éléments du tractus génital est achevée et les vésicules séminales, ainsi que les glandes accessoires, sont remplies de granules sécrétrices. De plus, la partie

Fig.4: Développement du tractus génital mâle



A. LV nymphosante

A,anus.Cd,canal déférent.
Eb,ébauche canal éjaculateur.
Ep,épaississement ectodermique.
In,intestin.
T,testicule.



B. Nymphe 1 jour

Inv,invagination ectodermique.



C. Nymphe 6 jours

Ar,ampoule rectale.Ga,
glande accessoire.Og,
orifice génital.Pe,pennis.



D. Adulte 1 jour

Cej,canal éjaculateur.
Ve,vesica.Vs,vésicule
séminal.

proximale des canaux déférents contient des spermatozoïdes, laissant apparaître que les cellules reproductrices s'engagent dans les voies génitales. Par contre, les vésicules séminales sont encore dépourvues de gamètes.

- Adulte 1 jour (Fig. 4D)

Au moment de l'émergence, l'imago dispose d'un appareil génital complet et fonctionnel (cf. p. 12).

2. Développement du tractus génital femelle (Fig. 5)

- LV nymphosante

A ce stade les gonades sont rudimentaires, bilatérales et dorsales. Aucun épaissement ectodermique n'est visible au niveau de l'abdomen.

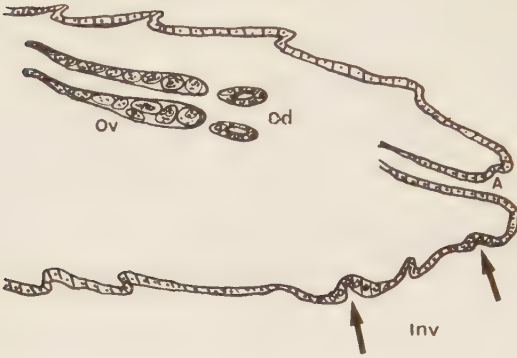
- Nymphe 1 jour (NI) (Fig. 5A)

Ce stade marque le début de l'ovogenèse. A la base de chaque ovariole se différencie un conduit court et mésodermique (ALLMAN-1930), convergeant individuellement vers un oviducte latéral (Od). Parallèlement à ce développement, on note, au niveau des VII et VIIIème sternites, une première invagination (Inv) qui marque l'emplacement du futur orifice de copulation. Une deuxième invagination se manifeste dans la zone médio-ventrale du IXème sternite et donnera naissance à l'orifice de ponte. Nous voyons donc que la femelle de L.pomonella possède deux ouvertures génitales, ce qui démontre qu'elle appartient au type ditrysien.

- Nymphe 6 jours (NII) (Fig. 5B)

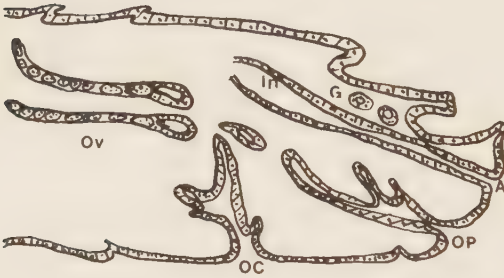
Les orifices de copulation (Oc) et de ponte (Op) sont bien visibles. On commence à distinguer les ébauches de la bourse copulatrice, de l'oviducte commun et du vagin. Le réceptacle séminal et les glandes collatérales (Gc) se dessinent.

Fig. 5 : Développement du tractus génital femelle



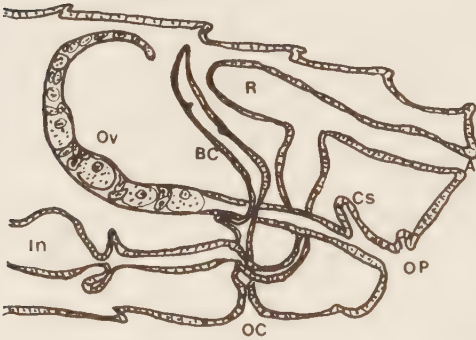
A. Nymph 1 jour

Inv, invagination ectoder-
mique. Od, oviducte. Ov, ova-
rioie.



B. Nymph 6 jours

A, anus. Gc, glande colla-
térale. In, intestin. Oc,
orifice de copulation.
Op, orifice de pont.



C. Nymph 9 jours

Bc, bourse copulatrice.
Cs, canal séminal.



D. Adulte 1 jour

Ar, ampoule rectale. Rgc,
réservoir glande colla-
térale. S, sigma. Va, vagin.

- Nymphe 9 jours (NIV) (Fig. 5C)

Ce stade est caractérisé par un tractus génital pratiquement achevé; en effet, les diverses parties qui le constituent sont différenciées. De plus, les connections entre les zones ecto- et mésodermiques ont lieu (jonction entre l'oviducte commun ectodermique et les oviductes latéraux mésodermiques). Cependant, il faudra attendre le 12ème jour (fin de l'âge IV) pour que se réalisent les connections ectodermiques entre les zones de copulation (bourse copulatrice) et de ponte (vagin). Ce phénomène se réalise par l'intermédiaire du canal séminal (Cs). En outre, on peut distinguer, à la suite de l'orifice de copulation (Op) : la bourse copulatrice (Bc) et le réceptacle séminal. L'orifice de ponte conduit au vagin, à l'oviducte commun et aux glandes collatérales. Il nous est difficile de préciser quelle est l'origine de la glande spermathecale. Selon EIDMANN (1929), elle serait d'origine ectodermique.

- Adulte 1 jour (Fig. 5D)

Au moment de l'émergence, l'imago dispose d'un appareil génital complet. Cependant, contrairement au mâle, la femelle de L.pomonella a besoin d'un temps supplémentaire (2 jours) pour mûrir ses oeufs, après quoi seulement l'accouplement peut avoir lieu (voir chapitre II).

C. GAMETOGENESE

Nous allons étudier successivement, la spermatogenèse et l'ovogenèse, tout en examinant parallèlement l'évolution de la gonade dans les deux sexes.

1. EVOLUTION TESTICULAIRE ET SPERMATOGENESE

Introduction

Les mécanismes de la spermatogenèse sont relativement similaires chez la plupart des Insectes (ENGELMANN - 1970). DEPDOLLA (1928) donne une vision complète de ce phénomène dans les divers groupes d'Insectes. L'aspect cytologique de la spermatogenèse

est particulièrement bien étudié par ANDERSON (1969) et CURGY (1972); celui de la spermiogenèse par NATH (1956), RHOADES (1961), KAYE (1962), HANNAH-ALAVA (1963), ainsi que GASSNER et BRELAND (1967).

En 1903, MEVES met en évidence, chez Pygeara bucephala, l'existence de deux lignées spermatiques, notion qui a été reprise par de nombreux auteurs, tels que ZYLBERBERG (1969) chez Pieris brassicae, HOLT et NORTH (1970) chez Tricoplusia ni et THIBOUT (1971) chez Acrolepia assectella. Ces auteurs distinguent une lignée typique (spermatozoïdes eupyrènes) et une lignée atypique (spermatozoïdes apyrènes). En 1972, FRIEDLANDER observe la destinée de la lignée atypique. Selon l'auteur, les spermatozoïdes apyrènes joueraient le rôle de transporteur des spermatozoïdes eupyrènes dans les voies génitales de la femelle.

Les observations ultrastructurales de la spermatogenèse ont été réalisées par de nombreux auteurs tels que KING (1971), RASMUSSEN (1973) et bien d'autres encore. L'autoradiographie a été appliquée à ce phénomène dans le but d'étudier la synthèse des acides nucléiques pendant la spermatogenèse (MUCKENTHALER - 1964; TSUENG-HSING CHANG - 1967). Les relations entre la spermatogenèse et la diapause ont été mises en évidence par CLOUTIER (1963) et HANSEN (1968). Le contrôle hormonal intervenant dans le développement de la spermatogenèse a été étudié par DEPDOLLA (1928), SCHMIDT et WILLIAMS (1953), HADORN (1964), TAKEUCHI (1969), ENGELMANN (1970), GIRARDIE (1971), TAKEDA (1971-1972), NOWOCK (1971-1972), DESCAMPS (1971), ECONOMOPOULOS (1971) et WALKER (1971).

On admet que le nombre de générations spermatogoniales varie d'une espèce à l'autre (WHITE - 1955).

Remarques sur le tissu apical

On reconnaît, chez de nombreux groupes d'Insectes, l'existence d'un tissu apical dont l'aspect revêt une grande variation.

On attribue la découverte de cette formation à VERNON (1889) qui la décrit chez Bombyx mori sous le nom de "cellule apicale".

L'origine et le rôle du tissu apical ont soulevé de nombreuses controverses. Divers auteurs, tels que GRUNBERG (1903), CHOLODOWSKI (1905), MUNSON (1906), BONHAG (1953) et CHAPMAN (1969) attribuent à ce complexe une origine germinale. L'origine somatique de ce complexe est reconnue par TOYAMA (1894), ABOIM (1945), NAISSE (1964) et BRIEN (1966).

Le tissu apical peut être représenté par une cellule unique en relation cytoplasmique avec les spermatogonies. On trouve cette structure chez les Lépidoptères, les Orthoptères et les Homoptères (CHAPMAN-1969). Chez les Diptères et les Hétéroptères le tissu apical consiste en un syncytium plurinucléé (BONHAG et WICK - 1953). La proximité de la cellule apicale avec les spermatogonies, les relations cytoplasmiques entre ces diverses cellules, ainsi que la richesse mitochondriale du cytoplasme ont permis d'attribuer à ce complexe un rôle nutritif (CARSON - 1945).

Tous ces auteurs s'accordent pour attribuer au tissu apical un caractère temporaire. En effet, lors de l'intermue prénymphale ou pendant la nymphose, ce tissu régresse et disparaît dès que la spermatogenèse se déclenche. Cependant, MENON (1969) observe chez Tenebrio molitor la persistance de ce tissu jusqu'au stade adulte.

Il est admis que le tissu apical est caractéristique du testicule uniquement et que l'ovaire ne montre pas d'éléments comparables (CARSON - 1945).

1.1 Déroulement des processus spermatogénétiques chez le Carpocapse (Fig.6)

A notre connaissance, aucune étude concernant la spermatogenèse du Carpocapse n'a été publiée. Seuls HANSEN et HARWOOD (1968) entreprennent, chez L.pomonella, une étude comparative entre les gonades larvaires (LV) diapausantes et non-diapausantes.

Nous avons décrit plus haut (fig. 2) la structure anatomique de l'appareil génital mâle adulte.

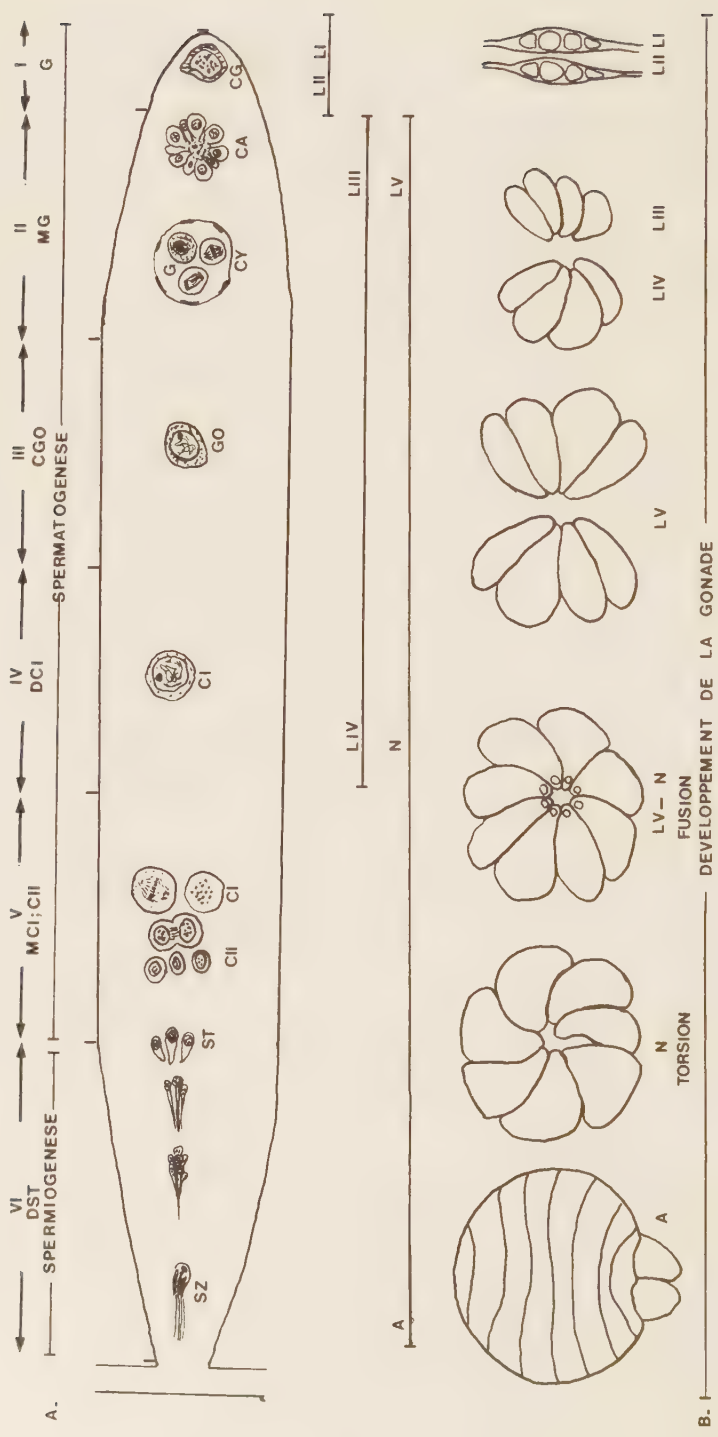


FIG. 6

: Schéma récapitulatif de la spermatogénèse et de l'évolution testiculaire

A. Schéma illustrant les diverses phases de la spermatogénèse (LI à l'adulte)

B. Développement de la gonade du stade larvaire (LI) au stade imaginal (A)

Ca, complexe apical. Cg, cellule germinale. Cgo, croissance des gonies. CI, CII, spermato-
cytes. Cy, cyste. Dst, différenciation spermatoïdes. Dci, différenciation CI, G, germarium.
Go, gonies. MCI, CII, maturation des spermatoïdes. St, spermatoïdes. Sz, spermatozoïdes.

L'examen histologique de la gonade mâle adulte montre un état de maturation achevé. En effet, nous observons sur une coupe frontale que la zone distale de chaque follicule est occupée par des cystes de spermatogonies, alors que la partie médiane et proximale est remplie de cystes en spermiogenèse (spermatides et spermatozoïdes) (Planche VI). Nous constatons donc que le contenu des divers types cellulaires d'un testicule imaginal est restreint et ne nous permet pas de décrire chaque étape qui compose la spermatogenèse. Aussi, nous allons étudier le déroulement de ce phénomène au niveau de chacun des stades larvaires et nymphaux. Parallèlement, nous pourrions examiner l'évolution de la gonade mâle (Fig. 6).

Nous savons que l'on réunit sous le terme de spermatogenèse deux phénomènes bien distincts :

- a. La spermatogenèse proprement-dite qui comprend la différenciation et l'évolution des spermatogonies en spermatides.
- b. La spermiogenèse qui représente la phase de différenciation des spermatides en spermatozoïdes.

1.2 Les diverses phases de la spermatogenèse (Fig. 6)

Nous avons subdivisé la spermatogenèse de L.pomonella en 3 phases :

1. Phase d'organisation de la gonade chez les larves I et II
2. Phase de multiplication (II, MG), de croissance (III, CGO) et de différenciation (IV, DCI) chez les larves III et IV.
3. Phase de division de maturation (V, MCI et MCII) et spermiogenèse (VI, DST) chez la larve LV et la nymphe.

1. Phase d'organisation de la gonade (Larves I et II) (Pl. I, A et B)

Au début de leur développement, les gonades se présentent sous la forme de deux cordons effilés et se situent dorsalement au niveau du 5ème segment abdominal. Chaque testicule se compose de 4 lobules ou follicules alignés et cloisonnés par un épithélium folliculaire (EF), dépour-

vu de pigment. L'ensemble de la gonade est entouré par une couche de tissu conjonctif, la gaine péritonéale (GP). Le seul élément cellulaire présent à ce stade, dans la gonade, est figuré par un petit nombre de cellules germinales différenciées en spermatogonies (G) dont le cytoplasme est fortement colorable à l'hématoxyline de Weigert; leur noyau est volumineux et sphérique. On observe parmi les spermatogonies quelques cellules en dégénérescence (CD); ce type de cellule se retrouve jusqu'au stade larvaire (LV) (Pl. V, a). Aux stades LI et II, aucune organisation en cyste n'est encore visible.

2. Phases de multiplication, de croissance et de différenciation

a) Larve LIII (Fig. 7 B)

Pendant l'intermue II et III, la gonade se développe et augmente de volume. Cette croissance est due à la multiplication des spermatogonies et des cellules mésodermiques périphériques. D'effilée, la gonade devient réniforme. Les 4 follicules, larges dans leur partie distale, se rétrécissent dans leur partie proximale; ils acquièrent ainsi une forme pyramidale.

Nous avons vu, au début de ce chapitre, que la gamétogenèse se déclenche généralement après la 3ème mue (NAISSE - 1964), alors que, chez L. pomonella, ce phénomène est plus précoce, puisqu'il débute après la 2ème mue (LIII). En effet, nous observons au niveau de chaque follicule, en direction centripète, les étapes suivantes :

- Cellule apicale (CA) (pl. II - Fig. 7 B)

A l'apex de chaque follicule se situe une cellule apicale centrale qui se compose d'une plage cytoplasmique claire, avec un noyau de forme variable, en position légèrement excentrique. Les gonies (GO), issues de la différenciation des cellules germinales, s'orientent et se groupent en "rosette" autour de la cellule apicale (CAP). Chaque spermatogonie est reliée à cette dernière par des prolongements cytoplasmiques (PC) (Pl. II, C et D). La différenciation de la cellule apicale n'a pas été observée; nous ne sommes donc pas en mesure de démontrer la nature de son origine. Cependant, nous venons de voir qu'aucune

cellule de type mésodermique ne s'insinue entre les cellules germinales des stades LI et LII. Cette constatation nous permet de supposer, comme GRUNBERG (1903) et bien d'autres (p.22), que dans le cas de L.pomonella aussi, la cellule apicale serait d'origine germinale. Le complexe cellule apicale-spermatogonies doit probablement s'organiser au moment de la différenciation des cellules germinales en spermatogonies. Il n'y a jamais qu'une seule cellule apicale par follicule; la relation entre cellule apicale et spermatogonies est temporaire; en effet, la cellule apicale est absente dès que les spermatogonies s'organisent en cyste. Cette observation laisse supposer que la cellule apicale joue un rôle nutritif.

- Les spermatogonies se groupent en flot, chacun d'entre eux étant à l'origine d'un cyste mésodermique. On dénombre environ 20 cystes par follicule et on assiste, au stade LIII, à la phase de multiplication des spermatogonies (MGII) (Fig. 6). Celles-ci occupent alors la majeure partie du follicule. Chaque spermatogonie, au début de la phase de multiplication, est sans forme définie et possède un noyau arrondi et lobé. Elle est de taille plus petite que les cellules germinales. A la fin de cette période, les spermatogonies entrent en interphase; elles ont un noyau à nucléole bien visible.
- La phase de croissance débute alors (CGO/III) (Fig. 6). Le volume cytoplasmique augmente considérablement, alors que la forte basophilie qui caractérisait les spermatogonies en division s'estompe. Colorés à l'Hématoxyline de Weigert, le noyau et le cytoplasme deviennent pâles; le noyau est pourvu d'un nucléole massif, noyé dans une masse de chromatine fine (Fig. 7B). Le nombre de cystes en phase de croissance est peu élevé. Il représente environ le 1/10 de la totalité des autres cystes qui occupent le follicule.

- La fin de la période de croissance est marquée par la phase de différenciation des spermatogonies en spermatocytes de premier ordre (CI) (Fig. 6, DCI IV).

En résumé, on peut dire que le testicule d'une larve LIII comprend, en direction centripète, les éléments cellulaires suivants :

- Cellules germinales en différenciation, en petit nombre.
- Un seul cyste représentant le complexe "nutritif" cellule apicale-spermatogonies . .
- De nombreux cystes de spermatogonies en phase de multiplication, occupant la majeure partie du follicule .
- A l'extrémité proximale du follicule, un à deux cystes de spermatogonies en phases de croissance et de différenciation .

b) Larve LIV (Fig. 6 et 7C)

La caractéristique qui permet de distinguer les gonades larvaires LIII et LIV est représentée par l'accroissement du nombre de cystes comprenant les spermatocytes de premier ordre (CI) (Fig. 7C). Ces derniers occupent toujours la partie proximale de chaque follicule. Le volume de la gonade s'est également accru. La spermatogenèse atteint, chez la larve IV, la phase IV (Fig. 6A), correspondant à la période de croissance et de différenciation des spermatocytes de premier ordre (DCI).

3. Phase de divisions de maturation et spermiogenèse

Larve LV (Fig. 7D; Pl. I, C et D)

Les gonades de la larve LV ont toujours la même structure anatomique de base que les gonades des stades précédents (LIII et LIV) (Fig. 6). Cependant, pendant l'intermue IV et V, la spermatogenèse s'est brusquement accélérée. En effet, chaque follicule comprend l'ensemble de toutes les phases de la spermatogenèse, spermiogenèse y compris. (Fig. 6A; Pl. I C).

La gonade d'une larve LV va donc nous permettre d'examiner le déroulement des diverses phases composant la spermatogenèse.

Sur une coupe frontale, nous distinguons, au niveau de chaque follicule et en direction centripète, les zones spermatogénétiques suivantes (Fig. 6) :

I. Zone germinative (G) (Fig. 6A)

Située à l'apex du follicule, cette zone comprend de petites cellules germinales en différenciation, peu nombreuses (cf., situation identique décrite chez la larve LIII). Aucune division mitotique n'est observée. Entre la zone germinative (I) et la zone de multiplication (II), se situe le complexe "nutritif", cellule apicale-spermatogonies (cf. p. 26) (Pl. II).

II. Zone de multiplication des spermatogonies (MG) (Fig. 6A; Pl. IIIA)

Les spermatogonies quittent leur attache nutritive et se regroupent en cystes. Chaque cyste se compose d'une enveloppe cellulaire très mince (Pl. III B), d'origine mésodermique (ANDERSON-1950). Cette paroi est permanente durant toute la spermatogenèse et continuera d'entourer les faisceaux de spermatozoïdes (Pl. IX B). La cytologie des spermatogonies est identique à celle décrite pour le stade LIII.

III. Zone de croissance des spermatogonies (CGO) (Fig. 6A; Pl. IIIB et IV A, a)

Pendant la phase de multiplication, les spermatogonies se trouvaient serrées les unes contre les autres. Au cours de la phase d'accroissement, elles se disposent différemment : elles s'accolent en couche monocellulaire sur le bord du cyste, ménageant ainsi une lumière centrale (Pl. V B). Le volume cytoplasmique ainsi que le noyau augmentent progressivement. Comme nous l'avons décrit pour la larve LIII, la basophilie diminue, conférant ainsi à la cellule une coloration pâle. Seul un gros nucléole reste bien apparent.

IV. Zone de différenciation des spermatocytes I (DCI) (Fig. 6A)

On peut trouver dans un cyste les phases III et IV. La cytologie de la cellule en différenciation est comparable à celle qui sera décrite pour le stade leptotène de la prophase méiotique (voir ci-dessous).

V. Zone de division de maturation (MCI, MCII) (Fig. 6 A)

1. Méiose (Pl. III, IV, V)

Pendant la période de croissance et de différenciation, les spermatogonies, puis les spermatocytes se trouvent en interphase (Pl. IV, c);

les spermatocytes de premier ordre vont subir la première division de maturation (MCI).

- Prophase : l'organisation du cyste ne se modifie pas. Les transformations structurales atteignent le noyau et le cytoplasme. Chacun des stades typiques de la prophase méiotique (leptotène, zygotène, pachytène, diplotène et diacynèse) n'est pas toujours bien distinct. Le stade leptotène se caractérise par un noyau à filaments chromosomiques fins (Pl. IV A), dispersés dans le suc nucléaire sans ordre défini; on ne peut distinguer le stade zygotène. Cependant, on observe distinctement le stade pachytène (Pl. V b); les chromosomes ne sont plus visibles individuellement et forment une masse chromatique dense. Les images cytologiques caractérisant le stade diplotène (figures en anneaux et en croix) ne se sont révélées, sur nos préparations histologiques, que très rarement (Pl. VI D). La fin de la prophase méiotique (diacynèse) est marquée par la disparition de la membrane nucléaire et l'apparition du fuseau.
- Métaphase (Pl. III et IV) : cette image est fréquente et bien visible. Elle apparaît sous deux formes : une vue latérale montre que les paires d'homologues sont disposées dans le sens du fuseau (Pl. IV C), une vue transversale montre la plaque équatoriale ou métaphasique (Pl. IV B, C et D). Cette dernière image nous a permis de déterminer le nombre chromosomique de L.pomonella, soit $2n = 58$.
- Anaphase (Pl. IV D) : on assiste, au début de cette phase, à la migration de chacun des chromosomes homologues aux deux pôles du fuseau. Le spermatocyte s'allonge dans le sens du fuseau. A la fin de l'anaphase, le spermatocyte est polarisé et contient, à chaque extrémité du fuseau, le nombre haploïde de chromosomes regroupés. C'est le début de la télophase. Le spermatocyte montre un étranglement médian.
- Télophase (Pl. III C) : l'apparition de la nouvelle membrane nucléaire reconstitue deux noyaux. Les chromosomes se déroulent et passent en interphase. L'étranglement médian s'accroît, entraînant une disparition progressive du fuseau et aboutit à la formation de deux spermatocytes de deuxième ordre. Entre les cellules-filles, un "pont", constitué principalement par un reste fusorial, persiste un certain temps (Pl. III C).

2. Mitose équationnelle

La deuxième division de maturation ou mitose équationnelle va donner naissance aux spermatides (St). Les diverses phases qui la composent, prophase, métaphase (Pl. V B) anaphase et télophase (Pl. II D), ne présentent rien de particulier. Cette phase est de courte durée.

1.3 Spermiogenèse (Fig. 6A et 8)

La phase de différenciation des spermatides (DST) (Fig. 6A) en spermatozoïdes se caractérise par de profondes modifications structurales et fonctionnelles des jeunes spermatides. Cette évolution donne naissance aux faisceaux de spermatozoïdes, de forme très effilée.

Au fur et à mesure que la spermatide se transforme, le cyste subit également certaines transformations; il perd sa forme sphérique et s'allonge, épousant ainsi progressivement la nouvelle forme des spermatides. Nous avons arbitrairement subdivisé la spermiogenèse en 4 phases correspondant à 4 types évolutifs des spermatides (Fig. 8).

1. Le cyste, de forme encore arrondie, renferme de jeunes spermatides (STI) pyriformes. La partie effilée de la spermatide est dirigée dans la lumière du cyste (Fig. 8, 1) ou appliquée contre la paroi du cyste (Pl. VII B). Le noyau, petit et granulaire, présente çà et là des plages plus claires dont nous ne connaissons pas la fonction (Fig. 8, 2). Des images semblables ont été décrites sous le terme de "vésicules acrosomiques" chez un Coléoptère (ANDERSON - 1950).
2. Les spermatides s'allongent progressivement (STII) (Fig. 8, 3). Leur croissance provoque l'étirement du cyste (Pl. V D). Au début de cette phase, les noyaux conservent leur aspect vésiculeux, puis se raccourcissent et deviennent massifs (Pl. V C). Une zone claire, assez importante, occupe la région basale du noyau.

Fig. 8: Quelques phases de la spermiogénèse



Cyte II (repos)

1. Jeune spermatide

2. Modification noyau



3. Allongement de la spermatide

4. Spermatide âgée



Faisceau de spermatozoïdes (cellules cystiques)

Lignée atypique

3. L'allongement est pratiquement maximal. Les spermatozoïdes s'organisent en faisceaux (STIII) (Pl. VII D) et se groupent à un pôle du cyste, alors que le volume cytoplasmique diminue progressivement. Le noyau est petit, arrondi et apical; la zone basale claire a disparu.
4. L'organisation en faisceaux est presque achevée (STIV) (Pl. VIII A). C'est le dernier stade évolutif avant la formation des spermatozoïdes définitifs. Les spermatozoïdes "âgés" sont pourvus d'un noyau très petit, sphérique et bien visible (Fig. 8, 4). Il est fortement colorable à l'Hématoxyline de Weigert et au Bleu Azur. Chaque noyau se prolonge par un très long flagelle. Des préparations in vivo nous ont permis de distinguer, le long du flagelle, de petites vésicules que l'on a attribuées à des restes de cytoplasme en dégénérescence. Il nous a été pratiquement impossible de décrire avec précision l'évolution de l'acrosome et de la pièce intermédiaire. Pour ce faire, un examen au microscope électronique s'impose.

Structure d'un faisceau de spermatozoïdes

Le testicule de la larve LV contient peu de cystes renfermant des spermatozoïdes. Leur nombre représente environ 1/5 du contenu folliculaire. La structure des spermatozoïdes, à ce stade, est achevée. En effet, on distingue : l'acrosome, le noyau très aminci et allongé et le flagelle très long (Pl. VIII C et IX A). Chaque faisceau de spermatozoïdes comporte à son apex une grosse cellule cystique (nomenclature d'ANDERSON-1950) dans le cytoplasme de laquelle sont implantés les acrosomes des spermatozoïdes (Pl. VIII C et D). Nous émettons l'hypothèse que l'origine de cette cellule est mésodermique, qu'elle appartient au cyste et qu'elle acquiert cette position apicale après migration. Elle joue probablement un rôle nutritif. De semblables observations ont été rapportées par ZYLBERBERG (1969) chez Pieris brassicae. Au fur et à mesure de son évolution, la cellule cystique se vide de son contenu et forme, à l'apex du faisceau, une grosse vésicule claire (CV) (Pl. IX A). Le cyste s'est considérablement aminci (Pl. VIII C) et montre çà et là de petites cellules non modifiées (Pl. IX B).

La lignée atypique (LA) (Fig. 8, 5; Pl. VIII B et b)

Nous observons qu'au cours de la spermiogenèse un certain nombre de faisceaux de spermatozoïdes acquièrent une structure aberrante. L'organisation fondamentale du faisceau se réalise néanmoins, mais les noyaux demeurent sphériques et se disposent sans ordre le long des flagelles : La cellule cystique n'apparaît pas.

Comparativement aux descriptions rapportées par MEVES (1903) chez Pygarea bucephala, ZYLBERBERG (1969) chez Pieris brassicae et THIBOUT (1971) chez Acrolepia assectella, nous sommes en présence, chez L.pomonella de spermatozoïdes apyrènes. Donc, la spermiogenèse de L.pomonella donne naissance à deux lignées spermatiques :

- a) Lignée typique représentée par les spermatozoïdes fertiles ou eupyrènes.
- b) Lignée atypique représentée par les spermatozoïdes stériles ou apyrènes.

Nous venons de voir que les caractères qui différencient ces deux lignées concernent principalement l'évolution et la modification nucléaire qui se produisent au cours de la spermiogenèse. Nous verrons plus loin le rôle que jouent les spermatozoïdes apyrènes (voir chapitre II).

1.4 La spermatogenèse chez la nymphe et l'imago (Pl. VI)

Chez la jeune nymphe (Age I), l'état de la gonade est identique à celui de la larve LV. Le phénomène de fusion des gonades a eu lieu. Au cours de la nymphose (Ages II, III et IV), le nombre de cystes de spermatides et de spermatozoïdes augmente progressivement pour occuper la presque totalité des follicules chez le préimago. Seule la périphérie de la gonade est encore occupée par des cystes de spermatogonies (Pl. VI A, B et C).

Contrairement aux observations de divers auteurs (cf. p. 22), la cellule apicale ne régresse pas au cours de la nymphose. Elle est toujours présente chez le jeune imago. Nous sommes donc en accord avec les données de MENON (1969) qui constate ce même phénomène chez Tenebrio molitor.

1.5 Croissance et métamorphose testiculaire (Fig. 9; Pl. X)

Lors de la description de l'appareil génital mâle adulte de L.pomonella (cf. p. 14), nous avons vu que la gonade est impaire. En effet, l'évolution des testicules pendant la métamorphose se caractérise par deux processus morphogénétiques : la FUSION et la TORSION.

1. La fusion (FU) (Fig. 6B et 9B) (Pl. X A et B)

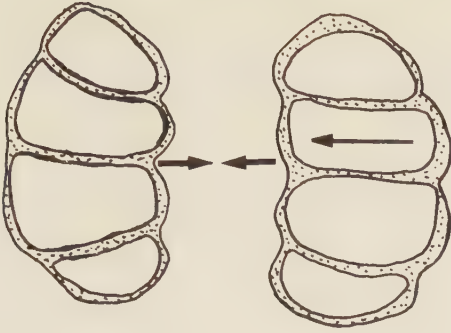
Ce phénomène prend place au début de la nymphose (LV nymphosante). On observe, en effet, un rapprochement progressif des deux gonades larvaires qui se réunissent et s'accolent par leur extrémité proximale. Au moment de la fusion, les 8 canaux spermatiques se trouvent alignés 4 à 4, chacun d'entre eux s'opposant à son symétrique (Pl. X A et B). Ainsi apparaît, chez la jeune nymphe (NI), une gonade unique en forme de "roue" (Fig. 6B).

2. La torsion (T) (Fig. 6B et 9C; Pl. X C)

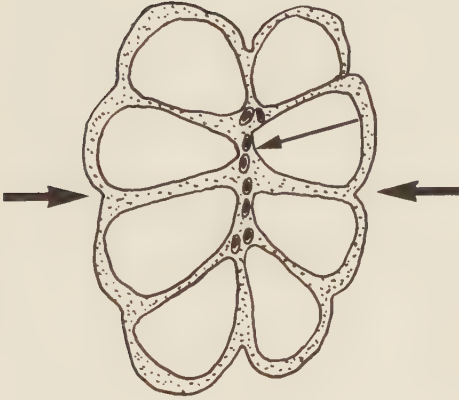
Ce n'est qu'au moment de la torsion de l'ensemble de la gonade que les canaux spermatiques se rejoignent par paire et forment finalement 2 canaux déférents (Pl. X D). Le phénomène de torsion provoque la convergence des follicules et, par voie de conséquence, la réunion des canaux spermatiques. Ces mouvements ont lieu à la fin de l'âge nymphal I (NI).

Pendant toute la nymphose, la gonade poursuit son évolution et acquiert au stade préimaginal sa forme définitive (Fig. 6B). Elle est réniforme et présente, à sa face ventrale, une dépression au niveau de laquelle convergent les follicules qui débouchent dans les canaux spermatiques courts, puis dans les canaux déférents. L'épithélium folliculaire mince suit le

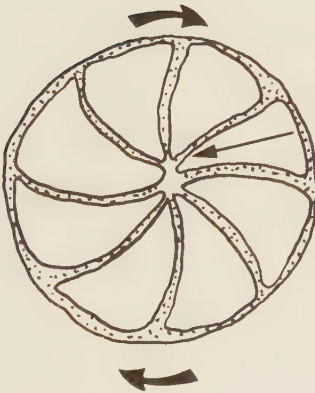
Fig.9 : Phases du développement des testicules



A. Stade larvaire (LV)
Testicules séparés



B. LV nymphosante
Phénomène de fusion



C. Stade nymphal
Phénomène de torsion

mouvement de convergence des follicules et semble continu d'une extrémité à l'autre de la gonade.

En conclusion, l'ensemble de nos observations sur la spermatogenèse de L.pomonella nous permet de dire que :

- La spermatogenèse débute précocement, après la 2ème mue larvaire (LIII), pour se terminer pendant l'intermue IV et V. Au stade LV, les gonades paires sont définitivement formées.
- La gonade comprend 2 types de cellules "nutritives" :
 - = une cellule apicale, d'origine germinale qui forme un complexe nutritif avec les spermatogonies. Ces dernières sont en relation directe avec la cellule apicale par des "ponts cytoplasmiques".
 - = une cellule cystique, située à l'apex des faisceaux de spermatozoïdes et dont le rôle est vraisemblablement nutritif. Son origine est mésodermique.
- Il existe deux lignées spermatiques :
 - = une lignée typique donnant naissance aux spermatozoïdes fertiles ou eupyrènes.
 - = une lignée atypique donnant naissance aux spermatozoïdes stériles ou apyrènes.
- Deux phénomènes morphogénétiques interviennent au moment de la nymphose (NI), la fusion et la torsion qui ont pour conséquence la création d'une gonade imaginale impaire.

2. OVOGENESE ET VITELLOGEENESE

Introduction

La structure anatomique des divers types d'ovarioles chez les insectes a été décrite par un grand nombre d'auteurs (SNODGRASS - 1935; WEBER - 1954; BONHAG - 1958; CHAPMAN - 1969; WIGGLESWORTH - 1943). L'ensemble des divers événements cytologiques qui se déroulent dans chaque ovariole pendant l'ovogenèse a fait l'objet de nombreuses recherches (JOHANNSEN - 1929; PHIPPS - 1949-1966; TELFER - 1954-1960-1963-1965; TELFER et SMITH - 1970; HOPKINS - 1964-1966; ENGELMANN - 1957-1958-1970; LOCKE et COLLINS - 1965; BOUNHIOL - 1972; KRAINSKA - 1961). L'origine et la différenciation des divers types cellulaires qui participent à la formation des follicules de l'ovariole ont été mises en évidence par KAWAGUCHI (1928), WIGGLESWORTH (1965), KING (1964), KING et Al. (1965-1968), KING (1970), KOCH et KING (1966), PANELIUS (1968).

De nombreux auteurs sont parvenus à démontrer l'existence de protéines spécifiques extraovariennes nécessaires à l'élaboration du vitellus protéique et indispensables à la maturation de l'oeuf (STAY - 1965; TELFER - 1970; PAN - 1971). Diverses techniques ont été utilisées pour les mettre en évidence : immunochimie (TELFER - 1964), électrophorèse (SCHEURER - 1969), autoradiographie (PAN - 1971) et greffes (ALLEGRET - 1971). Le mécanisme par lequel ces protéines sont incorporées sélectivement au niveau du cortex de l'oeuf se réalise par la présence de sites spécifiques corticaux ou pinosomes qui, par pinocytose, absorbent les protéines hémolympatiques dans l'oeuf (TELFER - 1954-1960; BIER - 1962-1963; RAMAMURTY - 1964; ROTH - 1964; ANDERSON - 1964 et ENGELMANN - 1970). Outre la présence de vitellus protéinique dans l'oeuf d'origine endogène (HOPKINS - 1966; HUGHES - 1970; ZINSMEISTER - 1971; CUMMINGS - 1971) et exogène (ENGEL et DRESCHER - 1964; NATH - 1960; COLES - 1965; PAN et BELL - 1969), on a déterminé

deux autres catégories de vitellus, l'une associée à des lipides (NATH-1960; TELFER - 1970) et l'autre à du glycogène (ENGELMANN - 1970).

La formation et le dépôt de la membrane vitelline et du chorion ont été décrits par CRUICKSHANK (1964-1971-1972), HOPKINS (1964) et TELFER (1970).

La maturation des oeufs est un processus cyclique qui dépend de stimuli hormonaux. L'ensemble du phénomène est contrôlé par le cerveau et le complexe endocrinien (ENGELMANN - 1957; CAUSSANEL - 1972). La fonction gonadotrope des corps allates a fait l'objet de recherches approfondies (JOLY - 1968; HOFFMANN - 1970; de LOOF et de WILDE - 1970; GROSSFIELD - 1972). L'intervention des corps allates semble s'appliquer à la plupart des insectes, exception faite des Lépidoptères à développement postmétabolique, où cette fonction semble inexistante (JOLY - 1968).

Il existe des corrélations entre les divers facteurs externes, le métabolisme et la fonction gonadotrope (JOLY - 1968; JOHANSSON - 1958; HOFFMANN - 1970).

Une action en retour de l'ovaire (feed-back) sur l'ensemble du système gonadotrope a été déterminée par MINKS (1967), GIRARDIE (1970), HIGHNAM (1961) et ENGELMANN (1970).

Remarques sur l'activité synthétique des trophocytes

Les trophocytes sont les premiers éléments cellulaires du follicule qui entrent en activité synthétique au début de la vitellogenèse (KRAINSKA - 1961; SWIDERSKI - 1965). Les premiers signes de cette manifestation se caractérisent par d'importantes transformations qui se déroulent au niveau du noyau. Le matériel nutritif des trophocytes se compose essentiellement de RNA et de DNA (BONHAG - 1958), précurseurs des protéines vitellines. Le noyau des trophocytes se caractérise par une polyploidie prononcée mise en évidence par autoradiographie (RAMAMURTY-1964).

Le trait essentiel de l'activité synthétique des trophocytes est représenté par l'apparition d'un corps particulier dans le caryoplasme. De nombreux auteurs ont observé cette formation sans pour autant s'accorder sur sa terminologie. KINNEY (1926) la qualifie de "nucleolid bodie". DAVIDSON (1957) décrit ces formations dans les cellules du foie de rat et stipule qu'elles comportent deux substances : une substance nucléolaire entourée de DNA. CASPERSSON (1951) détermine la présence de deux substances, organisées en deux couches, une couche externe composée de DNA "sécrétant" une couche interne formée de RNA, ce qui permet de dire à KARNOWSKA-GORSKA (1956) que ces structures sont des "secretory nucleoli". Tous ces auteurs s'accordent pour stipuler que cette substance centrale (RNA) est le produit de l'activité métabolique de la zone périphérique (DNA). SWIDERSKI (1965) décrit également chez Antherae pernyi ce corps "nucléolaire" et note la présence, dans le caryoplasme, d'un grand nombre de chromocentres. Selon cet auteur, cette structure dériverait de l'agglomération progressive des chromocentres et marque le début de la synthèse du vitellus.

Actuellement, les auteurs sont unanimes pour qualifier cette structure "d'amas d'ADN" (LIMA de FARIA - 1969; HAYES-BAKKEN - 1973).

Nous retrouvons, chez L.pomonella, cette même formation (cf. p. 48).

2.1 Déroulement des processus ovogénétiques chez L.pomonella

Contrairement à l'étude de la spermatogenèse de L.pomonella, il existe dans la littérature quelques travaux sur l'ovogenèse de cette espèce. Cependant, ces recherches concernent surtout la différenciation et la maturation de l'ovocyte en fonction des conditions climatiques (WIESMANN - 1935; HAMSTEAD - 1950; GEOFFRION - 1959; BENZ - 1969). L'ensemble de ces études ne donne pas une description systématique du déroulement des processus évolutifs de l'ovogenèse chez le Carpocapse, ce que nous nous proposons de faire. Remarquons que l'ovogenèse de L.pomonella, bien que présentant

moins d'originalité que la spermatogenèse nous a permis de mettre en évidence certains phénomènes particuliers.

Le développement de la gonade femelle est plus lent que celui du mâle : le déclenchement de l'ovogenèse est plus tardif. En effet, il faut attendre le début de la nymphose pour que l'ovocyte de premier ordre se différencie. Rappelons que la spermatogenèse est complète au dernier stade larvaire (LV). Au même âge, la gonade femelle ne contient encore que des ovogonies. De ce fait, nous allons choisir, pour illustrer l'ensemble des phénomènes qui composent l'ovogenèse, l'ovariole d'une femelle adulte de 3 jours. Par la suite, nous examinerons quelles sont les phases ovogénétiques qui caractérisent les diverses étapes du développement de la gonade.

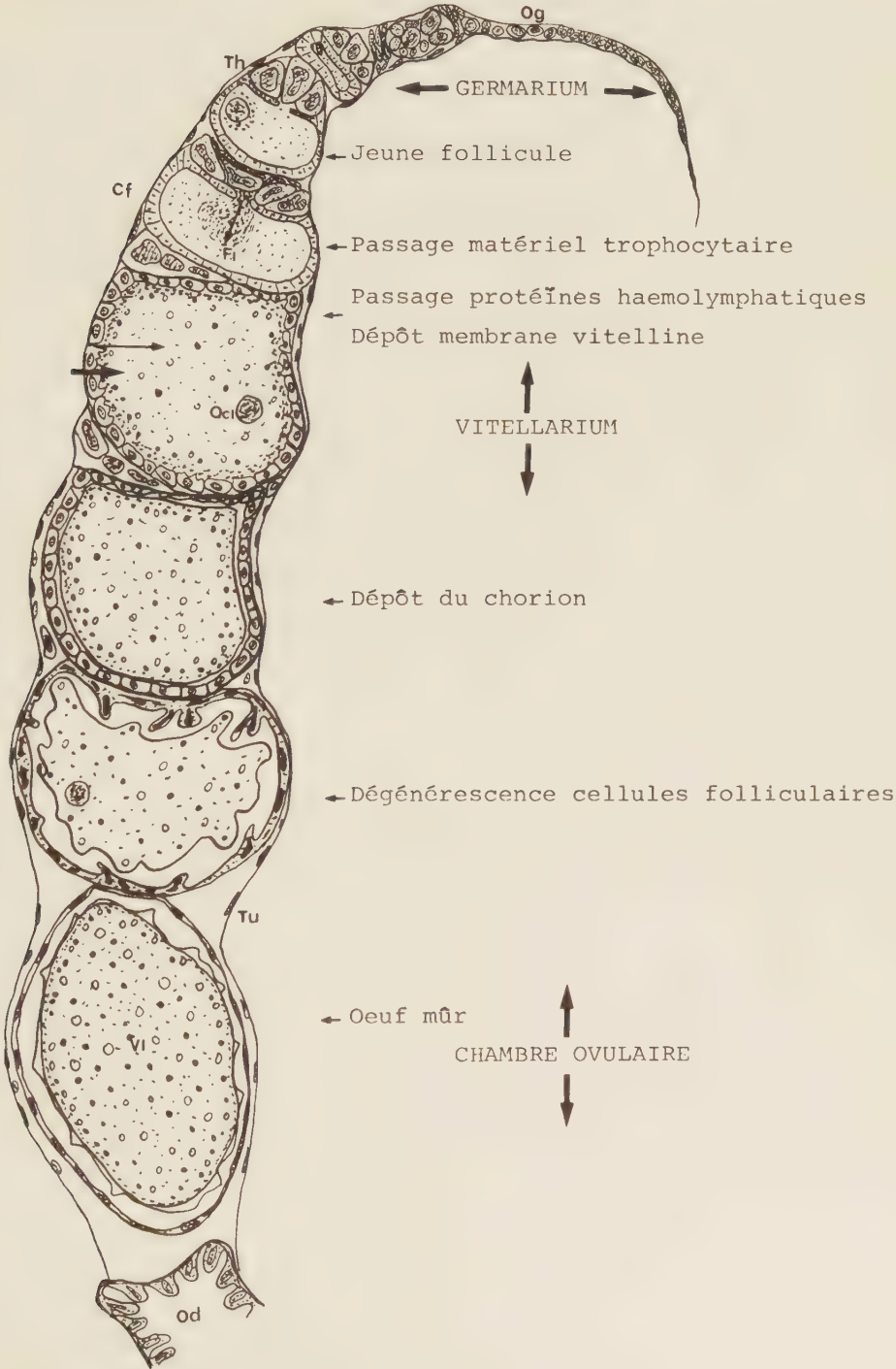
- Ovogenèse de *L.pomonella* au niveau de l'ovariole d'une femelle adulte vierge (3 jours) (Fig. 10)

L'ovariole de *L.pomonella* appartient au type méroïstique polytrophique et se caractérise donc par la présence de cellules nutritives ou trophocytes qui restent en relation étroite avec l'ovocyte et forment avec les cellules folliculaires un complexe, le follicule. Cette unité progresse tout le long de l'ovariole jusqu'à l'ovulation.

On subdivise l'ovariole en 3 régions distinctes correspondant chacune à une période bien précise de l'ovogenèse. On distingue en direction distale-proximale :

- = le germarium ou zone dans laquelle se déroule la phase de multiplication des ovogonies. A la base du germarium s'organisent successivement les divers follicules primordiaux.
- = Le vitellarium ou zone dans laquelle on assiste à la synthèse du vitellus et à son incorporation dans l'ovocyte.
- = La chambre ovulaire qui comprend 6 à 7 oeufs prêts à être fécondés (cf. p. 51).

Fig.10 : Ovariole d'une femelle adulte vierge 3 jours



L'ovogenèse comprend deux phases principales :

- Phase I : Différenciation de l'ovocyte qui se déroule au niveau du germarium et comprend 3 étapes :
 1. Multiplication des ovogonies
 2. Différenciation de l'ovocyte, des trophocytes et des cellules folliculaires.
 3. Formation du follicule primordial.
- Phase II : La vitellogenèse dont les étapes principales se déroulent au niveau du vitellarium et comprend deux périodes principales :
 - A. Prévitellogenèse
 1. Formation du follicule primaire
 2. Activité sécrétrice des trophocytes et croissance de l'ovocyte.
 - B. Vitellogenèse proprement-dite
 3. Activité sécrétrice des cellules folliculaires et dégénérescence progressive des trophocytes.
 4. Création des espaces intercellulaires au niveau des cellules folliculaires et du cortex.
 5. Dépôt de la "membrane vitelline" et du chorion
 6. Dégénérescence progressive des cellules folliculaires.
 7. L'oeuf "mûr" au niveau de la chambre ovulaire.

I. Différenciation de l'ovocyte

Nous distinguons, dans la zone apicale du germarium, quelques flots d'ovogonies qui entrent en division mitotique. L'ovogonie subit 3 mitoses successives. Des 8 cellules-filles présentes, une seule va se différencier en ovocyte de premier ordre. Le nombre de trophocytes par follicule s'élève donc à 7, valeur qui a été vérifiée sur des préparations in vivo. Les trophocytes, issus des divisions mitotiques d'une ovogonie, ont donc une origine germinale. D'étroites relations vont s'établir entre l'ovocyte et les trophocytes grâce à l'existence de ponts cytoplasmiques (Pl. XI D)

dérivant probablement de la division incomplète de l'ovogonie, hypothèse soulevée par KING (1968).

Cytologiquement, nous distinguons l'ovocyte des trophocytes par son affinité tinctoriale faible (hématoxyline de Weigert), un noyau arrondi à chromatine finement granulée et un volume cytoplasmique relativement élevé. Le trophocyte présente au contraire une forte basophilie (hématoxyline de Weigert) et possède un noyau à contour irrégulier et à chromatine dense. Un nucléole massif baigne dans le caryoplasme. Parmi ces deux types cellulaires s'insinue un troisième élément, mésodermique celui-ci, le tissu préfolliculaire.

A la base du germarium, le follicule primordial s'organise (Fig. 11, A et B). L'ovocyte et les trophocytes se regroupent et forment un petit flot qui s'entoure progressivement de cellules préfolliculaires en différenciation. Ces dernières, après avoir subi encore des divisions mitotiques, se disposent en "arc de cercle" autour de l'ovocyte, tandis que les trophocytes restent en position apicale par rapport à ce dernier (Fig. 11 B). L'ovocyte occupe la position caractéristique des follicules méroïstiques, c'est-à-dire postérieure aux trophocytes. A la fin de cette période, on observe donc la présence d'un follicule primordial dans lequel chaque élément qui le constitue est bien différencié.

II. Vitellogenèse

La période de synthèse du vitellus et son incorporation dans l'ovocyte se déroulent au niveau du vitellarium. La croissance de l'ovocyte se superpose à l'évolution de ce processus.

A. Prévitellogenèse

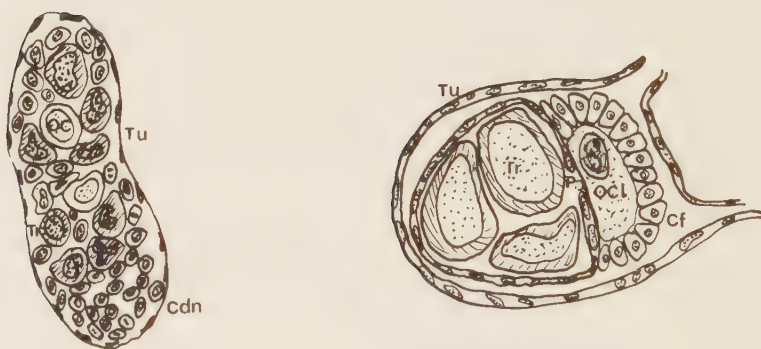
Cette étape se caractérise par la mise en place définitive des divers éléments cellulaires qui vont constituer le follicule primaire (Fig. 12 A). Tandis que l'ovocyte amorce sa période de croissance, les trophocytes entrent en activité synthétique. Leur volume s'accroît rapidement et ils acquièrent une forme pyramidale dont l'apex se dirige vers l'ovo-

Fig.11 : Divers stades de différenciation du follicule

Nymphe femelle 6 jours



A. et B. : Formation du follicule

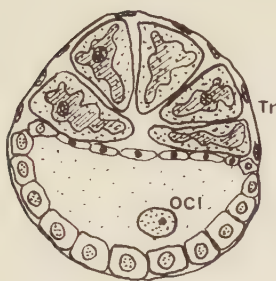


C. Différenciation
types cellulaires

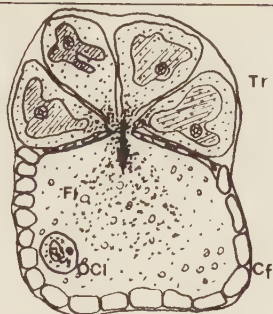
D. Jeune follicule

Cdn, cellules en différenciation. Cf, cellule folliculaire.
Ct, cellule de la tunique. Oci, ovocyte de 1er ordre. Po, po-
re. Tr, trophocyte. Tu, tunique

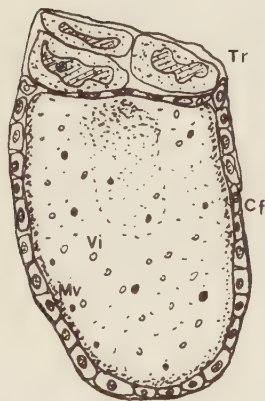
Fig.12 : Stades de développement de l'oeuf (Adulte vierge 1 jour)



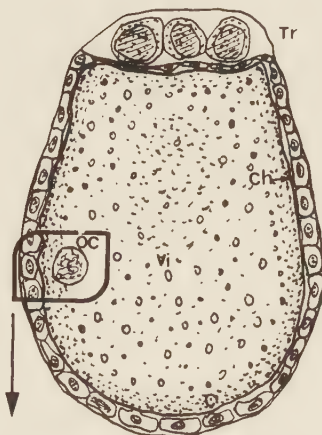
A. Jeune follicule



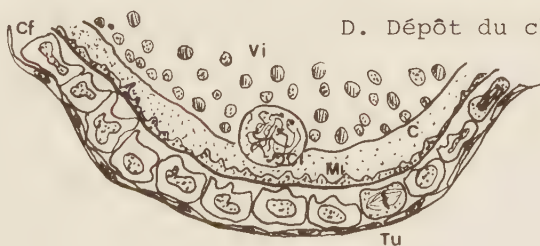
B. Passage du matériel trophocytaire



C. Dépôt membrane vitelline



D. Dépôt du chorion



E. Zone corticale

C, cortex. Cf, cellule folliculaire. Fl, flux cytoplasmique trophocytaire. Mi, microvilli du cortex. Mv, membrane vitelline. Oci, oocyte de premier ordre. Ch, chorion. Tr, trophocyte. Vi, vitellus.

cyte. Les cellules folliculaires constituent un épithélium unistratifié qui se compose de cellules cubiques autour de l'ovocyte, devient squameux autour des trophocytes et s'amincit en s'insinuant entre l'ovocyte et les trophocytes (paroi interfolliculaire). Cet épithélium ne progresse pas totalement entre ces deux zones, laissant ainsi une ouverture : le pore médian (Pl. XI, B-D). Les ponts cytoplasmiques qui existent entre les trophocytes et l'ovocyte sont visibles (Pl. XI, D). Chaque follicule est séparé du précédent par un amas de cellules folliculaires (Pl. XI, A).

Au début de leur période d'activité, les noyaux des trophocytes acquièrent une forme "étoilée"; ils s'hypertrophient et forment de larges expansions dans le cytoplasme (Pl. XI); cette observation est en accord avec celle de SWIDERSKI (1965) chez Antherae pernyi. Le nucléole, qui était bien visible jusqu'alors, a maintenant disparu. On voit alors apparaître progressivement une masse dense qui dérive probablement de l'agglomération de grains de chromatine baignant dans le caryoplasme; nous les associons à des chromocentres (cf. p. 41). Le matériel nucléolaire participe vraisemblablement à la formation de cette structure. A un stade plus avancé, on voit se former de petites vésicules claires qui fusionnent et finissent par occuper le centre de cet agglomérat (Pl. XI E-e). L'application de la technique de Brachet nous révèle que la masse périphérique dense se compose d'ADN (Vert de Méthyl) qui "sécrète", sous forme de "vacuoles" du RNA (Pyronine). Nous sommes en présence de la même structure décrite par un grand nombre d'auteurs (cf. p. 41) et la qualifions, comme LIMA de FARIA (1969), "d'Amas d'ADN". Le matériel nutritif, synthétisé dans les trophocytes, va s'écouler, par le pore médian, dans l'ovocyte. Cette manifestation se traduit par une basophilie intense (Hématoxyline de Weigert) (Fig. 12, B). Puis, on assiste à une véritable "fonte" cytoplasmique des trophocytes qui marque la fin de leur activité et le début de leur lente dégénérescence.

B. Vitellogenèse proprement-dite (Pl. XI et XII)

Les cellules folliculaires progressent autour des trophocytes, obstruent totalement le pore médian et isolent de cette manière les cellules nutritives dont les résidus disparaissent peu à peu (Fig. 12, C-D) (Pl. XII A). Les premières granules de vitellus apparaissent à la périphérie de l'ovocyte et finissent par envahir tout l'ovocyte (Pl. XII, B). Le noyau de l'ovocyte (vésicule germinale) est bien visible. On distingue également la membrane plasmique (MPL, Pl. XII, B). Les cellules folliculaires bordent cette membrane et sont accolées entre elles. Aucun produit résiduel des trophocytes n'est réabsorbé par l'ovocyte; nos observations sont en accord avec celles de PALM (1948) chez Bombus terrestris.

La croissance de l'ovocyte est rapide, pendant cette période; sa forme devient oblongue. Le noyau qui avait jusqu'alors une position centrale (Pl. XI A), migre à la périphérie et conserve cette situation pendant toute la vitellogenèse (Pl. XI C).

Les cellules folliculaires montrent au début de leur activité de grands changements morphologiques. Leur cytoplasme devient fortement basophile (Hématoxyline de Weigert) et présente une grande quantité de RNA (Brachet); le noyau devient polymorphe, à nucléole massif (Pl. XII C); la base de chaque cellule se charge de vésicules identiques à celles que l'on observe dans la zone corticale de l'ovocyte (Pl. XII D). L'ensemble de ces caractéristiques (basophilie, présence de RNA et de vésicules) nous permet de supposer que les cellules folliculaires participent activement à la synthèse du vitellus. Ces observations confirment, chez L.pomonella, les données de CRUICKSHANK (1971-1972) chez Anagasta kühniella.

A côté de cette fonction active, nous avons mis en évidence la fonction passive de cet épithélium que certains auteurs ont déjà décrite chez d'autres espèces, TELFER (1970) chez Hyalophora cecropia et KING (1970) chez Drosophila melanogaster. En effet, il se crée

entre les cellules folliculaires d'une part et entre l'épithélium folliculaire et le cortex, d'autre part, des espaces intercellulaires (El) (Pl. XII C) indispensables au passage des précurseurs vitellins exogènes hémolymphatiques; grâce à ces espaces, les précurseurs vitellins s'accumulent (APH) entre l'épithélium folliculaire et le cortex. Parallèlement, de nombreuses digitations se développent au niveau du cortex, appelées pinosomes selon la nomenclature de TELFER (1970) (PN, Pl. XII D). Dans cette zone se réalise, par pinocytose, l'incorporation des protéines vitellines dans l'ovocyte. Les granules vitellines, après leur incorporation, fusionnent et s'accroissent.

La zone corticale du cortex, ainsi que les espaces intercellulaires se colorent par les techniques de Gabe et à l'Azan de Heidenhain, révélant la présence de mucopolysaccharides acides. Toutefois, ces colorations ne doivent être considérées que comme indicateur de la présence de ces produits, sans leur attribuer une valeur spécifique. Parmi le vitellus protéique (GV) (Pl. XII C) s'insinuent de petites granules denses, PAS positives dont la nature est probablement glycogénique. Nous qualifions de lipidiques les vésicules de grandes tailles et de couleur pâle que nous observons également dans le cytoplasme de l'ovocyte (Pl. XII C).

Peu à peu, les relations étroites existant entre les cellules folliculaires et la zone corticale, ainsi que les espaces intercellulaires disparaissent; il n'y a donc plus de passage possible des protéines hémolymphatiques. Au niveau du cortex, il n'y a plus trace de pinosomes. Consécutivement, les cellules folliculaires entrent à nouveau en activité et vont déposer successivement, à l'extérieur de la membrane plasmique, la membrane vitelline et le chorion.

- Une couche mince, appliquée contre la membrane plasmique apparaît d'abord; elle réagit positivement à la coloration de Gabe. En accord avec les données de CRUICKSHANK (1971) chez Anagasta kühniella et de TELFER et SMITH (1970) chez Hyalophora cecropia, nous suggérons qu'il s'agit de la membrane vitelline.

- Le chorion, bien visible, borde extérieurement la membrane vitelline; homogène et de forme régulière au début de sa formation, il acquiert un contour sinueux au moment où l'épithélium folliculaire commence à dégénérer.

La dégénérescence des cellules folliculaires marque la phase finale de la vitellogenèse; l'épithélium folliculaire comporte alors des cellules de formes tout à fait variables, à cytoplasme vacuolarisé qui finalement présenteront divers stades de désintégration. Chez L.pomonella, cette dégénérescence ne forme pas, comme dans d'autres espèces, de corpus luteum.

L'oeuf, dans la chambre ovulaire, est ovoïde. La vésicule germinale a atteint la métaphase de première division de maturation et se maintient dans cet état jusqu'à la fécondation.

2.2 Evolution de la gonade et premières étapes de l'ovogenèse

a) Stades larvaires (LI à LV) (Pl. XIII)

Pendant la phase larvaire, nous assistons à la lente organisation de la gonade; au niveau du 5ème segment abdominal d'une larve néonate (LI) se situent dorsalement deux amas latéraux appliqués à la paroi du tergite, sous l'hypoderme et noyés dans un tissu grasseux (Pl. XIII A) : ce sont les ébauches des gonades. Chaque ébauche comprend 8 à 10 cellules germinales entourées de deux couches de tissu mésodermique, la tunica (TU) mince et la gaine péritonéale (GP), plus épaisse (Pl. XIII A).

Au cours de cette phase, les cellules germinales et mésodermiques se multiplient accroissant ainsi le volume de la gonade. La différenciation en ovariole commence au stade LIII et s'achève pendant l'intermue IV et V, si bien que la gonade du dernier stade larvaire (LV) se compose de 4 ovarioles, au niveau desquelles les cellules germinales se sont différenciées en ovogonies. La zone distale de chaque ovariole contient le tissu préfolliculaire, tandis que la zone proximale montre un assez grand nombre d'ovogonies (Pl. XIII B).

b) La nymphose

Ce n'est qu'au début de la nymphose que l'ovogenèse se déclenche. En effet, la différenciation de l'ovocyte I se réalise le 3ème jour de la nymphose (Pl. XIII C). En même temps, on distingue l'ébauche de l'oviducte (Pl. XIII c et D). Le 6ème jour de la nymphose (Age II), l'ovariole se polarise en germarium et en vitellarium.

Au niveau du germarium, débute la différenciation des éléments qui composeront le futur follicule : ovocyte, trophocytes et futures cellules folliculaires (fig. 11 C). Celles-ci se distinguent aisément; elles se glissent entre le tissu germinale. Dans la zone proximale, on assiste au début de la formation du vitellarium, au niveau duquel s'organise le follicule (cf. p. 45) (Fig. 11). Parallèlement, la croissance de l'ovocyte s'amorce. Entre le 7ème et le 12ème jour de la nymphose (NIII et NIV), les premiers signes de la phase prévitello-génétique (cf. p. 45) commencent par l'entrée en activité des trophocytes (Pl. XI E). La vitellogenèse sensu stricto n'a lieu qu'à la fin de la nymphose (12ème au 15ème jour), c'est-à-dire au stade préimaginal. Cette observation est en accord avec les travaux de KING et AGGARVAL (1965) chez Hyalophora cecropia.

Remarques

L'ovariole d'une femelle qui vient d'éclore (1 jour) comprend toutes les phases de l'ovogenèse et de la vitellogenèse que nous venons de décrire (Fig. 12). Nous avons constaté qu'un certain laps de temps est cependant nécessaire pour que la maturation définitive des oeufs soit achevée (voir chapitre II). La femelle adulte du Carpacse appartient donc aux espèces à développement postmétabolique et ce n'est qu'après deux jours de vie imaginale que l'accouplement peut avoir lieu.

En conclusion, l'ensemble de nos observations sur l'ovogenèse de L.pomonella nous permet de dire que :

1. L'ensemble des processus qui compose l'ovogenèse présente un développement beaucoup plus tardif chez la femelle que chez le mâle.
2. La différenciation de l'ovocyte I a lieu au stade nymphal (Age I).

3. Au 6ème jour de la nymphose, l'ovariole se polarise. Le follicule s'organise.
 4. Entre le 7ème et le 12ème jour de la nymphose, la prévitellogenèse s'amorce par l'entrée en activité des trophocytes.
 5. Ce n'est qu'au stade préimaginal que la vitellogenèse sensu stricto se déclenche.
 6. L'ovariole d'une femelle qui vient d'éclore comprend des oeufs en prophase de la première division méiotique.
 7. Les trophocytes possèdent une structure nucléaire particulière ou "Amas d'ADN" qui marque le début de leur activité.
 8. A côté de la synthèse endogène du vitellus à partir du matériel livré par les trophocytes, nous avons mis en évidence l'existence d'un matériel vitellin exogène qui, via l'hémolymph et les espaces intercellulaires du follicule, pénètre dans l'oeuf par pinocytose.
-

CHAPITRE II : EXPERIMENTATION (REPRODUCTION ET PONTE)

1. Généralités

Nous savons que l'activité ovogénétique des femelles d'insectes est quantitativement (fécondité, rythme de ponte, délai de maturation sexuelle) et qualitativement (fertilité) affectée par l'action périphérique sensorielle des facteurs externes (densité de population, photopériode, température et hygrométrie) et des facteurs intrinsèques, ainsi que par l'état physiologique de ces femelles (âge, nutrition, etc.) (PITTENDRIGH - 1958; CASSIER - 1970; LABEYRIE - 1970; BENZ - 1969).

La maturation des oeufs et la ponte peuvent être stimulées par la copulation (MAKSYMOW - 1959). Ces deux notions, pourtant bien distinctes, peuvent montrer des actions réciproques (CLIFT - 1971). De plus, la copulation peut également induire l'ovogenèse par des effets mécaniques ou chimiques (GERBER - 1970). Cependant, toutes les espèces ne montrent pas une réponse à ces stimulations; c'est pourquoi DAVIS (1964) établit une distinction entre les espèces anautogéniques et autogéniques.

On remarque qu'un grand nombre d'espèces montre une faible fécondité des femelles vierges, ce qui démontre la nécessité de la copulation (HIGHNAM - 1964). La période à laquelle la maturation des oeufs prend place a une grande influence quant à l'influence des facteurs externes; en effet, il est important de distinguer les espèces à développement prémétabolique des espèces à développement postmétabolique. Cette discrimination a été établie, chez les Lépidoptères, par EIDMANN (1929 - 1931). Cette notion est reprise par JOLY (1968) et BENZ (1970). La fécondité de la même espèce peut varier considérablement selon les conditions dans lesquelles on l'étudie (WIESMANN - 1935). Cette dernière remarque illustre l'importance des conditions d'élevage et la prudence à conserver quant à l'interprétation des résultats.

Les systèmes nerveux et endocrines interviennent dans toutes les corrélations qui existent entre les facteurs externes et humoraux, impliqués dans la maturation des oeufs et la ponte (GROSSFIELD - 1972; HOFFMANN - 1970; de LOOF et de WILDE - 1970).

2. LA REPRODUCTION ET LA PONTE CHEZ L.pomonella

Plusieurs auteurs se sont penchés sur le problème de la fécondité des femelles de L.pomonella par rapport à un certain nombre de facteurs externes et internes. Ainsi, HAMSTEAD et GOULD (1950) remarquent que les femelles du Carpacapse développent moins d'ovocytes dans les élevages que dans la nature; ceci établit l'importance de l'espace vital. GEOFFRION (1959) démontre expérimentalement que la photopériode est indispensable au développement des ovocytes, puisqu'à l'obscurité on assiste à la résorption des ovocytes (dégénérescence précoce des trophocytes et des cellules folliculaires). L'intensité lumineuse, ainsi que la qualité des longueurs d'ondes sont également importantes dans les phénomènes ovogénétiques et de fécondité. La ponte est également sensible à l'intensité lumineuse, mais de manière moins rigoureuse. La qualité de la nutrition intervient également dans ce phénomène (WIESMANN - 1935; VUFFREY - 1969).

Une femelle vierge de L.pomonella, fraîchement éclosée, montre environ une vingtaine d'oeufs mûrs par ovaire (ALLMAN - 1930). GEOFFRION (1959) observe chez ces mêmes femelles un nombre plus faible atteignant 8 à 16 oeufs mûrs par ovaire. La ponte de ces femelles est donc faible et s'élève à un maximum de 20 oeufs environ (VUFFREY - 1969).

La sécrétion de phéromones par la femelle du Carpacapse stimule l'activité sexuelle des mâles; la réponse des mâles à cette phéromone est maximale le 3ème ou le 4ème jour de la vie imaginale (BENZ - 1970). Selon VUFFREY (1969), cette période s'étend jusqu'au 7ème jour de la vie imaginale. Le phénomène de compétitivité des mâles existe et augmente en fonction du nombre de couples en présence. La durée de la copulation s'étend

généralement de 30 à 60 minutes; pendant ce temps un seul spermatophore est placé dans la bourse copulatrice de la femelle (BENZ - 1970). Cette durée peut, cependant atteindre 3 heures ou plus; elle peut dépendre alors de divers facteurs (âge des partenaires, production continue de phéromones) et fournit dans ce cas un nombre de spermatophores plus élevé, pouvant atteindre un maximum de 7 par femelle; un seul de ces spermatophore est cependant de taille normale, les autres étant plus petits; selon BENZ (1970), les femelles recevant de trop petits spermatophores peuvent rester attractives (phéromones). Des observations similaires ont été faites par NORRIS (1933) chez E.kühniella et par TAYLOR (1967) chez A.punctella. En règle générale, le mâle du Carpacapse peut s'accoupler plusieurs fois, tandis que la femelle une fois seulement. Cette observation suggère à BENZ (1970) que la femelle stoppe la production de phéromones après une copulation réussie.

Selon SCHMIDT (1968), l'ovogenèse et la ponte sont stimulées chez le Carpacapse, par la copulation. BENZ (1970) ajoute à ces remarques que ces deux phénomènes dépendent en fait d'un nombre adéquat de spermatozoïdes fonctionnels présents dans le réceptacle séminal. La préoviposition est d'ordinaire de 2 à 3 jours. La ponte s'étale sur une période qui peut atteindre 12 jours, période durant laquelle la femelle peut pondre une centaine d'oeufs (ALLMAN - 1930; WIESMANN - 1935). Selon VUFFREY (1969), la capacité de la ponte est constante pour une femelle (env. 150 oeufs), malgré la variation du nombre de couples dans un volume constant. La qualité de la nourriture influence l'étalement de la ponte en l'augmentant.

GEOFFRION (1959) a tenté de démontrer le rôle du système neuroendocrinien sur la ponte. L'auteur procède à l'allatoporectomie par décapitation ou par ablation sélective. Il constate que la ponte s'arrête; cependant, l'examen histologique des ovaires ne révèle aucune image de résorption des ovocytes. Il lui est donc difficile d'affirmer l'existence d'un contrôle hormonal sur la ponte de L.pomonella, l'arrêt de cette dernière pouvant être dû à un traumatisme opératoire. Nous n'avons pas tenté de faire ces mêmes expériences.

RESULTATS

Devant la diversité des observations dont nous venons de faire état et pour compléter notre étude, il nous semble judicieux de refaire certaines expériences et de déterminer quels sont les résultats obtenus, dans nos propres conditions d'élevage, de la reproduction et de la ponte.

L'ensemble des expériences a été renouvelé quatre fois et dans les conditions d'élevage consignées sous la rubrique : matériel et méthodes (cf. p. 3). Rappelons que la constance des paramètres élimine au maximum les interférences entre les facteurs externes et l'expérimentation.

Nous avons tenté d'élucider certains phénomènes et d'en tirer les conclusions suivantes en abordant successivement :

- I. L'accouplement et la ponte en fonction de plusieurs facteurs (présence des mâles sans accouplement possible, nombre d'individus mis en présence, nombre de couples mis en présence).
- II. Expérimentation sur le spermatophore (production du spermatophore, réceptivité des femelles, détermination du nombre maximal de spermatophores formés par un seul mâle).
- III. Expériences annexes (mobilité des spermatozoïdes, le pouvoir fécondant des spermatozoïdes nymphaux).

I. L'ACCOUPLEMENT ET LA PONTE

1. Ponte des femelles vierges

- a) But de l'expérience : expérience témoin.
- b) Résultats : voir tableau I/1
- c) Examen des ovaires : l'examen in vivo des ovaires révèle un état de maturation complète. L'histologie montre un nombre appréciable d'oeufs "mûrs" par ovariole (6 à 7 oeufs mûrs/ovariole).
- d) Interprétation des résultats : nous constatons que l'âge des femelles vierges à la première ponte se situe aux environs de 4 jours. Le nombre d'oeufs pondus est très faible, soit une moyenne de 3 à 7 oeufs/femelle. Le temps requis pour que la première ponte ait lieu est élevé; dans ce cas, cette valeur correspond à l'âge des femelles

à la première ponte. Ce délai est en relation directe avec la nécessité, chez la femelle du *Carpocapse*, d'un développement ovarien (maturation des oeufs) postmétabolique indispensable à la maturation des oeufs; en effet, l'examen des ovaires d'une femelle vierge d'un jour montre un état de maturation juvénile (2 à 3 oeufs "mûrs"/ovariole).

2. Influence de la présence des mâles sur la ponte, sans accouplement possible (Tableau I/2)

a) But de l'expérience

Il s'agit, comparativement à l'expérience précédente, de déterminer quelle est la valeur de la ponte des femelles vierges, mises en présence de mâles vierges, sans aucune possibilité d'accouplement. Pour ce faire, les insectes sont placés dans le même isoloir, mais ils sont séparés par un grillage fin.

b) Examen des organes génitaux

- femelle : l'examen in vivo des ovaires révèle un état de maturation équivalent à celui des femelles vierges isolées (exp. I/1). En effet, l'histologie montre un nombre d'oeufs "mûrs"/ovariole se situant entre 5 à 8 oeufs.
- mâle : l'examen histologique des testicules montre une gonade remplie de spermatozoïdes, ces derniers étant également présents au niveau des canaux déférents et des vésicules séminales. Un examen in vivo révèle que les spermatozoïdes engagés dans les voies génitales sont totalement immobiles. La partie proximale du canal éjaculateur présente un spermatophore en cours de formation ou totalement élaboré.

c) Interprétation des résultats

Tout comme dans l'expérience précédente, le temps requis pour que la première ponte ait lieu est de 3 à 5 jours; la ponte est faible et atteint une moyenne de 2 à 5 oeufs/femelle.

Au cours de cette expérience, nous observons que plusieurs mâles émettent leur spermatophore en la seule présence des femelles. Cette manifestation, ajoutée à l'examen du canal déférent (voir plus haut) permettent de vérifier les données de BENZ (1970) qui affirme que le spermatophore, chez L.pomonella, est entièrement formé chez le mâle, avant et non pendant la copulation, ce qui est généralement le cas de la plupart des Lépidoptères (GERBER - 1970).

En conclusion, les résultats et observations de ces deux premières expériences nous permettent de dire que :

- La ponte et la maturation des oeufs des femelles vierges isolées ou en présence des mâles sont identiques. En conséquence, la présence des mâles n'influence pas ces deux phénomènes; on peut donc prévoir que la copulation est indispensable à la ponte.
- L'état de maturation des ovaires est achevé et permet de supposer que la copulation n'est pas nécessaire à la maturation des oeufs. Cette remarque est en contradiction avec celle de SCHMID (1968) qui stipule que chez L.pomonella, la ponte et la maturation des oeufs dépendent de la copulation.
- Un développement postmétabolique est nécessaire à la maturation complète des oeufs.
- Le spermatophore est entièrement élaboré par le mâle (cf. p. 68) sans l'intervention de l'accouplement, mais sous l'influence stimulatrice indispensable des femelles (émission de phéromones); en effet, nous n'avons jamais observé la formation du spermatophore chez les mâles vierges, isolés.

3. L'accouplement et la ponte en fonction du nombre d'individus (Tableau I/3)

Il s'agit de mettre en évidence l'influence de la copulation sur la ponte. Parallèlement, nous enregistrons le temps nécessaire pour que se produise l'accouplement (T--- Cop.), la durée de l'accouplement, la préoviposition (durée nécessaire entre l'accouplement et la ponte) et le nombre de spermatophores reçus au cours de cet accouplement.

Nous allons examiner la valeur de la ponte en fonction du nombre de partenaires, à savoir s'il y a une quelconque influence sur la ponte par la présence de plusieurs mâles pour une seule femelle vierge; l'expérience inverse est également réalisée.

3.1 Accouplement et ponte en fonction d'un seul couple

a) But de l'expérience : expérience témoin

b) Résultats : voir Tableau I/3.1

c) Examen des organes génitaux

- femelle : cet examen, pratiqué par dissection et immédiatement après la ponte, montre des ovaires juvéniles, comparables à ceux d'une femelle fraîchement éclos. Ceci suggère la nécessité d'un temps supplémentaire de maturation, après la ponte, dans le cas où une femelle serait susceptible de s'accoupler une seconde fois (voir exp. 3.2). Donc, après la première ponte, la maturation des oeufs serait cyclique.
- Mâle : pratiqué de la même manière et au même moment (âge : 4 j. à la dissection), cet examen montre une gonade dans un état de maturité sexuelle identique à celui d'un mâle fraîchement éclos. Rappelons qu'à l'émergence, le mâle est capable de s'accoupler immédiatement et que le développement de ses gonades est préimaginal.

d) Interprétation des résultats

En comparant l'âge des femelles (Tableau I/3.1), nous constatons que la préoviposition est d'autant plus longue que les femelles sont plus jeunes (importance de la maturation des oeufs). En réalité, il ne s'agit pas d'une variation de la durée de la préoviposition, mais plutôt d'une relation directe avec le moment où se produit l'accouplement; en effet, ce dernier se réalise uniquement avec des femelles âgées d'au minimum 2 jours. La notion et l'importance du développement postimaginal chez la femelle de L. pomonella sont une fois encore vérifiées; en d'autres termes, un développement postmétabolique, fixé à une durée de 2 jours, est nécessaire à la maturation des oeufs.

Les résultats négatifs du 3ème essai confirment indirectement les observations citées dans les expériences 1 et 2 (absence d'accouplement, pas de spermatophore, ponte faible) et nous permettent de dire que la copulation doit être nécessaire pour obtenir une ponte conséquente. Les femelles qui ont copulé ont reçu respectivement 1 spermatophore (de taille différente) ou 2 spermatophores (de taille différente). Les résultats quantitatifs de la ponte démontrent que, sous l'influence de la copulation, le nombre d'oeufs pondus est nettement supérieur à celui des femelles vierges : la copulation est donc indispensable à la ponte; de plus, la taille et le nombre de spermatophores reçus est en étroite relation avec le nombre d'oeufs pondus; cette constatation est en accord avec les observations de Benz (1970) qui suggère que la ponte est dépendante d'un nombre adéquat de spermatozoïdes, présents dans le réceptacle séminal.

En conclusion, les observations et résultats de cette expérience suggèrent que :

- Un développement postimaginal des ovaires est nécessaire à la maturation des oeufs et indispensable pour que se réalise l'accouplement (âge minimum : 2 jours).
- La copulation stimule la ponte et lui est indispensable.
- Après la ponte, l'état de l'ovaire est juvénile; la maturation des oeufs est donc cyclique, dans le cas où un second accouplement peut avoir lieu.
- Le nombre et la taille des spermatophores, transmis à la femelle, sont variables et semblent influencer la ponte (cf. p. 68).

3.2 La ponte en fonction de plusieurs mâles pour une femelle vierge

a) But de l'expérience

Il s'agit de voir si la ponte d'une femelle vierge, mise en présence de plusieurs mâles, est plus élevée que celle produite par un seul couple; en d'autres termes, il faut mettre en évidence si cette femelle peut être copulée plusieurs fois et, dans l'affirmative, quelles en sont les conséquences sur la ponte.

Une femelle copulée une seule fois est-elle capable de pondre à nouveau ? Cette "reponde" est-elle liée strictement à une seconde copulation ou en est-elle indépendante ?

b) Résultats : voir Tableau I/3.2

c) Examen des organes génitaux

- femelle : l'examen des ovaires, pratiqué immédiatement après la ponte et par dissection, montre un état juvénile. Le réceptacle séminal est rempli de spermatozoïdes mobiles (voir exp. annexes III p. 71).
- Mâle : la gonade mâle est en état de pleine maturation; la fixation de la gonade est pratiquée immédiatement après la copulation; il n'y a pas d'image histologique montrant une gonade "vidée" de son contenu en spermatozoïdes : la spermatogenèse semble donc, de prime abord, continuer.

d) Interprétation des résultats

En comparant les résultats des essais 1 et 2 de cette expérience, nous constatons que l'âge des partenaires joue un rôle dans la durée requise pour que l'accouplement se réalise; ce laps de temps est plus court dans le cas où les femelles ont un âge favorable (2 jours); en confrontant ce temps avec celui obtenu dans l'expérience précédente (I/3.1), nous notons que le nombre élevé de mâles pour une seule femelle abaisse cette valeur et ceci en vertu d'une compétition certaine. La durée de la copulation est d'une heure; cette valeur est identique à celle rapportée par BENZ (1970) et est nécessaire au passage d'un seul spermatophore. Nous verrons, dans les expériences suivantes que cette durée est variable. Dans les 3 autres essais, nous supposons que cette valeur est d'une heure également, la ponte ayant eu lieu 24 heures après la copulation. La ponte dans les essais 1 et 2, étalée sur 3 jours, ne s'écarte pas des valeurs obtenues dans l'expérience précédente (3.1) dans laquelle la femelle n'a reçu qu'un seul spermatophore. Il ne semble donc pas que la compétition mise en jeu influence de façon quelconque le nombre d'oeufs pondus.

Les résultats obtenus dans l'essai 3 en compliquent l'interprétation; en effet, nous constatons que la femelle a reçu 2 spermatophores de taille normale et que la ponte, étalée sur 7 jours, montre un nombre élevé d'oeufs (le double); comme BENZ (1970), nous avons constaté que lors d'une copulation d'une durée normale (1 heure), la femelle ne reçoit qu'un seul spermatophore de taille normale, accompagné parfois d'un ou plusieurs petits spermatophores (cf. p. 68); nous supposons donc que dans le cas où une femelle reçoit 2 gros spermatophores et que la ponte est double par rapport à la normale, cette femelle a copulé 2 fois avec 2 mâles différents (voir effet de répulsion, exp. II).

La ponte se fait alors en deux lots, avec un intervalle de 4 jours, d'où la nécessité d'une "rematuration" des oeufs.

L'ensemble de ces observations nous laisse supposer que la "reonte" serait uniquement due à une seconde copulation fournissant un 2ème spermatophore de taille normale. La ponte de femelles copulées qu'une seule fois s'étale régulièrement (environ 20 oeufs/jour) sans phase de repos.

La valeur de la ponte dans l'essai 4 est aberrante et devrait correspondre à la ponte d'une femelle relevée dans l'expérience I/2 (essai 4); hypothétiquement, ces résultats proviennent de deux causes probables : fertilité faible des spermatophores ou déficience physiologique de la femelle utilisée dans l'expérience.

En conclusion, nous pouvons dire que :

- L'accouplement ne peut se faire qu'en présence de femelles âgées de 2 jours au minimum (développement postmétabolique nécessaire à la maturation des ovaires).
- La préoviposition est rigoureusement de 24 heures après l'accouplement.
- Le nombre de mâles n'influence pas la ponte en elle-même, mais favorise plutôt l'accouplement.
- La "reonte" dépend d'un second accouplement en fournissant un 2ème spermatophore de taille normale et nécessite pour se faire un délai de 4 jours.

3.3 La ponte de plusieurs femelles vierges pour un mâle vierge

a) But de l'expérience

Cette expérience, inverse de la précédente, devrait nous permettre de voir si un même mâle est capable de fournir plusieurs spermatophores fertiles et quelles en sont les conséquences sur la ponte (voir également exp. II).

b) Résultats : voir Tableau I/3.3

c) Examen des organes génitaux

- femelle : cet examen est pratiqué 2 jours après la ponte et montre un état juvénile; cette observation confirme ce que nous avons vu dans les exp. I/3.1 et I/3.2.
- Mâle : la fixation des testicules est pratiquée deux jours après la copulation. La gonade montre un état de maturation sexuelle achevée.

d) Interprétation des résultats

Nous vérifions que la préoviposition est constante (24 heures) et que le temps qui s'écoule jusqu'à la réalisation de la copulation dépend de l'âge des femelles. Nous relevons qu'un seul mâle est capable de fournir plusieurs spermatophores dont la taille est variable (1 gros spermatophore, accompagné de 1 ou plusieurs petits spermatophores) (cf. p.68); ce nombre atteint un maximum de 4 spermatophores (essai 4). (Selon BENZ - 1970, ce nombre peut atteindre 7 spermatophores). En considérant la valeur de la ponte (essai 4), nous constatons qu'elle est élevée en dépit de la taille des spermatophores, ce qui nous laisse supposer que l'adjonction de spermatophores de petite taille favoriserait une augmentation d'oeufs pondus et de ce fait ils seraient féconds. La valeur de la ponte moyenne est calculée en fonction du nombre de femelles ayant reçu un spermatophore, quelle qu'en soit la taille. En vertu des résultats des expériences I/1 et I/2, nous négligeons la ponte des femelles non copulées (ponte faible).

Nous remarquons que, dans cette expérience, chaque femelle qui a copulé, n'a reçu qu'un seul spermatophore; rappelons qu'il n'y a qu'un mâle pour 3 ou 5 femelles. La ponte moyenne varie du simple au triple

et ne semble, alors, dans ce cas, ne pas être indépendante de la taille du spermatophore, mais plutôt être en relation avec la fécondité des femelles.

Cependant, nous garderons une certaine prudence quant à l'interprétation de ces résultats, puisque nous examinons la ponte moyenne et non pas la ponte relative à chaque femelle.

4. La ponte et l'accouplement en fonction du nombre de couples

a) But de l'expérience

Il s'agit de voir si le nombre de couples mis en présence, dans le même récipient, favorise la ponte. Cette expérience tient lieu de comparaison avec l'expérience I/2, dans laquelle l'accouplement ne pouvait se produire.

b) Résultats : voir Tableau I/4.

c) Examen des organes génitaux

- femelle : l'examen des ovaires est pratiqué 5 jours après la ponte; dans ce cas, l'état de maturation des ovaires est à nouveau complet (5 à 7 oeufs "mûrs"/ovariole), ce qui nous permet de vérifier qu'une femelle ayant pondu un nombre appréciable d'oeufs a besoin d'un certain laps de temps pour "remûrir" ses oeufs (maturation des oeufs cyclique). Cette observation serait en faveur de la possibilité dont disposerait une femelle de "repondre" ou en tout cas d'être prête à copuler une seconde fois (se rapporter à l'expérience I/3.2 et II).
- Mâle : tous les mâles ont été disséqués immédiatement après l'accouplement; l'examen histologique de la gonade montre une maturation sexuelle achevée.

d) Interprétation des résultats

Comme l'âge des femelles est favorable (2 et 3 jours), nous admettons, comparativement aux résultats des expériences précédentes, que ces femelles ont un état de maturation sexuelle des ovaires complet et sont donc prêtes à copuler. Le temps requis pour que se produise l'accouplement est relativement identique à celui que l'on note dans l'expérience

I/3.3; néanmoins, plusieurs couples essayent de se former dès qu'ils sont mis en présence (voir exp. 5).

La durée de la copulation n'a pas pu être étudiée pour chaque couple, ceci en raison des observations nécessaires qui n'ont pu être pratiquées constamment; cette durée est variable et ne semble pas en relation avec le nombre de spermatophores reçus. Comme nous l'avions vu dans l'expérience I/3.2, la femelle ayant reçu 2 spermatophores de taille normale (cf. p. 68) a dû être copulée par deux mâles différents; on peut en déduire qu'une femelle déjà porteuse d'un gros spermatophore, ne repousse pas un second mâle (voir également l'expérience II).

La présence d'un gros spermatophore accompagné d'un ou plusieurs petits spermatophores est due à l'accouplement d'un seul mâle. Ces observations sont en accord avec celles de VUFFREY (1969) et BENZ (1970) qui stipulent que le mâle de L. pomonella ne livre, en général, qu'un spermatophore de taille normale, au cours d'une copulation. Si l'on examine la ponte des femelles copulées et qu'on la compare à celle de l'expérience I/3.1, on constate qu'elle n'est pas plus élevée; par conséquent, le nombre de couples ne l'influence pas de façon significative, mais favorise par contre le nombre d'accouplements (compétition).

Il est regrettable que nous n'ayons pas séparé, après l'accouplement, chaque femelle pour en obtenir la ponte propre. Cette valeur nous est cependant fournie, par comparaison, dans l'expérience I/3.1.

En conclusion, nous pouvons dire que :

- L'état de maturation des ovaires est complet à deux jours de vie imaginale.
- Les femelles sont réceptives à l'accouplement à deux jours de vie imaginale.
- La durée de la copulation est variable et n'est pas toujours en relation avec le nombre de spermatophores reçus.
- Au cours d'une copulation, le mâle ne livre à la femelle qu'un seul spermatophore de taille normale (cf. p. 68).

5. Comportement des individus avant et pendant l'accouplement

a) But de l'expérience

Cette expérience, parallèle à la précédente, nous permet d'observer le comportement des individus lors de l'accouplement. Un plus grand nombre de couples est testé (10 à 20 couples). Nous n'étudions plus la ponte, puisque chaque femelle est sacrifiée immédiatement après l'accouplement; nous procédons de cette manière afin de vérifier, sur un plus grand nombre d'individus, certaines observations émises plus haut (temps jusqu'à la copulation, durée de la copulation et nombre de spermatophores/femelle).

Avant de réaliser la mise en copulation, nous avons élevé séparément les imagos selon leur sexe, depuis leur éclosion et ceci pendant deux et trois jours.

b) Résultats : voir Tableau I/5.

c) Interprétation des résultats

Le fait d'avoir élevé séparément les imagos selon leur sexe, nous permet de mettre en évidence l'influence stimulatrice des phéromones femelles sur l'activité sexuelle des mâles; en effet, ces derniers sont brusquement mis en présence des femelles; instantanément, les mâles s'agitent fortement, cette manifestation se traduisant par un vol intense. Les couples tentent de se former immédiatement. Tandis que la femelle reste inactive, le mâle décrit autour d'elle un certain nombre de cercles concentriques et tente de s'accoupler en gardant son abdomen relevé et ses valves génitales ouvertes; après quelques minutes déjà, un bon nombre de couples sont formés (5', 15' et 1 heure); puis, après une période de 24 heures, d'autres couples se forment. Une fois accouplé, le couple reste immobilisé contre la paroi du récipient, le temps que dure la copulation; les ailes de la femelle recouvrent celles du mâle; les valves génitales mâles maintiennent l'abdomen de la femelle; la durée de la copulation se situe entre 20 minutes et 3 heures; il semble que cette durée est proportionnelle au temps requis pour que la copulation ait lieu.

d) Examen des spermatophores

Le spermatophore est piriforme, présentant ou non une dépression dans sa partie la plus large. Le spermatophore dit "de taille normale" mesure 2 mm de longueur et 1 mm de largeur; ces valeurs sont, pour le spermatophore de petite taille, approximativement de 1 mm et de 0,5 mm.

La dissection des bourses copulatrices montre que sur 30 femelles, 20 ont copulé et ont reçu respectivement :

- 15 femelles / 1 gros spermatophore
- 3 femelles / 2 gros spermatophores de taille différente
- 2 femelles / 2 gros spermatophores

Cet examen permet de vérifier et de confirmer ce que nous avons stipulé préalablement.

e) Examen du réceptacle séminal

L'examen du contenu du réceptacle séminal nous montre que :

- Dans le cas d'un examen pratiqué immédiatement après la copulation, le réceptacle est déjà rempli de spermatozoïdes; ceci nous montre avec quelle rapidité ces derniers quittent la bourse copulatrice (spermatophore) et gagnent, par le canal séminal, le réceptacle séminal.
- Par contre, l'examen de deux réceptacles séminaux pratiqué 3 heures après la copulation, montre que le contenu de cet organe est totalement dépourvu de spermatozoïdes.

Il nous est donc difficile d'établir avec précision le temps que mettent les spermatozoïdes pour gagner le réceptacle séminal et pour quelle raison ce temps varie de quelques minutes à plusieurs heures. Nous pouvons supposer également que dans le second cas (3 heures), les spermatozoïdes auraient gagné les voies génitales femelles (oviducte commun).

- Parallèlement, nous avons examiné chez des femelles copulées, le contenu du réceptacle séminal 3 jours après la copulation et nous observons que les spermatozoïdes sont encore dotés de mobilité, ce

qui nous permet de leur attribuer une viabilité relativement longue; nous verrons plus loin quel est le facteur responsable de cette mobilité (exp. III).

En conclusion, nous confirmons que l'accouplement et l'activité sexuelle des mâles sont stimulés par l'émission des phéromones femelles et qu'au cours d'un accouplement, le mâle du Carpacapse ne livre qu'un seul spermatophore de taille normale.

II. EXPERIMENTATION SUR LE SPERMATOPHORE

1. Production du spermatophore et réceptivité des femelles

a) But de l'expérience

Il s'agit de mettre en évidence :

- La capacité d'un mâle de former plusieurs spermatophores
- La réceptivité des femelles (effet de répulsion).

Distribution du matériel

L'expérience se fait en 3 étapes successives :

A	B	C
$1\sigma^1A \times 1\varphi A_1$	$\sigma^1A \times 1\varphi B_1$	$1\sigma^1B \times \varphi A_1$

b) Résultats : voir Tableau II/1

c) Examen des organes génitaux

- femelle : La femelle B1 (essai 1) qui n'a pondu que 10 oeufs montre 4 à 5 oeufs "mûrs"/ovariole. Cet état de maturation équivaut à une ponte qui aurait dû être plus conséquente. L'examen des autres fe-

femelles (A1 et B1 des essais 2 , 3 et 4) dont la ponte est appréciable et qui sont sacrifiées immédiatement après la ponte, montre un état de maturation des ovaires juvénile (2 à 3 oeufs "mûrs"/ovariole), observation à laquelle on pouvait s'attendre, vu les examens des expériences précédentes.

- Mâle : les individus sont sacrifiés immédiatement après une ou deux copulations et examinés histologiquement; dans chaque cas, la gonade est remplie de spermatozoïdes, ce qui démontre une fois encore que la spermatogenèse est continue.

d) Interprétation des résultats

Il ressort de cette expérience que :

- Un mâle est capable de fournir plusieurs spermatophores dont un seul cependant est de taille normale (cf. p. 68).
- Une femelle, ayant reçu d'un mâle un spermatophore de taille normale, ne repousse pas la copulation d'un second mâle; il semble donc que l'effet de répulsion n'est pas de rigueur.
- Le nombre de spermatophores reçus n'influence pas la valeur de la ponte, car le nombre d'oeufs pondus est comparable à celui d'une femelle qui ne reçoit qu'un spermatophore.
- Dans cette expérience, la durée de la copulation semble être en relation directe avec le nombre de spermatophores reçus.
- La valeur de la ponte dépend rigoureusement de la réception d'un spermatophore de taille normale; en d'autres termes, une copulation "réussie" est indispensable à la ponte.

2. Capacité maximale d'un mâle à la formation de nouveaux spermatophores

a) But de l'expérience

Il s'agit de mettre plusieurs fois (5 fois) le même mâle avec une nouvelle femelle pour connaître la capacité maximale de ce mâle à la formation de nouveaux spermatophores. L'expérience dure 13 jours.

b) Résultats : Voir Tableau II/2.

c) Interprétation des résultats

Les résultats obtenus ne sont pas très significatifs; cependant, ils nous permettent de retenir les éléments suivants :

- Un seul mâle est capable de fournir un maximum de 4 spermatophores (cf. exp. I/3.3).
- Le temps nécessaire pour que la copulation ait lieu est de 24 heures.
- La durée de la copulation est variable.
- La préoviposition est constante (24 heures).
- La taille du spermatophore (et non pas le nombre) est nécessaire à l'obtention d'une ponte appréciable.

III. EXPERIENCES ANNEXES

1. La mobilité des spermatozoïdes

Nous avons trouvé utile de déterminer, au niveau des tractus mâle et femelle, l'endroit précis où se manifeste la mobilité des spermatozoïdes. Nous avons également tenté de préciser sous l'influence de quel facteur elle a lieu. Pour ce faire, nous prélevons systématiquement chaque partie des tractus mâle (canal déférent, vésicule séminale, canal éjaculateur) et femelle (glande spermathéciale, réceptacle séminal, bourse copulatrice) que nous mettons en présence, soit avec le testicule, soit avec le spermatophore. L'ensemble de ces manipulations est réalisé dans un liquide physiologique (Ringer pour Insectes, cf. p. 7) et répété 5 fois. Avant de mettre en présence chacune de ces diverses parties, nous vérifions, in vivo et à chaque niveau du tractus génital mâle, que les spermatozoïdes sont parfaitement immobiles, et c'est le cas; donc la mobilité des spermatozoïdes doit être acquise au niveau d'une des parties du tractus génital de la femelle; en effet, les résultats de ces observations révèlent que le mouvement des spermatozoïdes se produit au niveau de la bourse copulatrice, mais dans le spermatophore. Effectivement, l'examen du contenu d'un spermatophore qui n'a pas encore été introduit dans la bourse copulatrice montre des

spermatozoïdes parfaitement immobiles. Après chaque examen du contenu des spermatophores, on observe, de surcroît, les deux types de spermatozoïdes (eupyrènes et apyrènes) que nous avons décrits au préalable (cf. p. 35). Le fait que le mouvement des spermatozoïdes n'est acquis qu'au niveau de la bourse copulatrice, dans le spermatophore et par un seul type de spermatozoïdes, les apyrènes, nous permet de dire, à la suite des observations de FRIEDLANDER (1972), que le rôle de ces spermatozoïdes serait de transporter les spermatozoïdes eupyrènes, dépourvus de mobilité, dans les voies génitales de la femelle, plus précisément jusqu'au réceptacle séminal; nous admettons que la lignée atypique stérile acquiert sa fonction "motrice", au niveau de la bourse copulatrice, sous l'influence d'un facteur indéterminé. Nous observons, en examinant le contenu de deux spermatophores reçus par la même femelle, que le premier spermatophore est pourvu des deux types de spermatozoïdes, alors que le second spermatophore ne contient que des spermatozoïdes eupyrènes. Ceci nous expliquerait, sans doute, la raison pour laquelle une femelle peut recevoir un deuxième spermatophore; en effet, il est probable qu'une ponte réussie dépende non seulement d'un nombre adéquat de spermatozoïdes fertiles (eupyrènes), mais également de la présence, dans le spermatophore, de spermatozoïdes apyrènes "transporteurs".

Nous n'avons pas pu expliquer le rôle que joue la glande spermathécalle; nous supposons qu'elle intervient dans la viabilité des spermatozoïdes. Il est important de noter que seuls les spermatozoïdes eupyrènes sont présents dans le réceptacle séminal; nous supposons que sous l'influence des mouvements péristaltiques du canal séminal ou par chimiotropisme, ils gagnent le vagin où seront fécondés les ovules.

2. Le pouvoir fécondant des spermatozoïdes nymphaux

Pour essayer de tester le pouvoir fécondant des spermatozoïdes nymphaux, nous avons extirpé, puis écrasé (afin de libérer les spermatozoïdes) un certain nombre de testicules nymphaux, dans le liquide

de Ringer (cf. p. 7); puis nous injectons ce broyat, à l'aide d'une microcanule de verre, à 10 femelles vierges âgées de deux jours.

Nous observons que :

- Ces femelles supportent le traumatisme de l'injection, car elles survivent une dizaine de jours après l'opération.
- Les premières pontes s'observent au bout de 6 jours; la ponte est faible (environ 5 à 6 oeufs/femelle); toutes les femelles ne pondent pas (7 femelles / 10 ont pondu).
- L'aspect et la forme des oeufs ne sont pas conformes à la normale; les oeufs perdent leur convexité, sont d'un blanc opaque et beaucoup plus petits.
- L'examen des ovaires de ces femelles montre un état de maturation égal à celui des femelles vierges (voir exp. I/1).
- Le développement des oeufs est suivi pendant 13 jours; aucun d'entre eux ne manifeste des signes de développement embryonnaire (pas de stade "anneau rouge", ni "tête noire"). Nous avons vu que dans le cycle vital normal (cf. p. 3), les larves néonates éclosent au bout de 6 jours. Nous constatons que rien de semblable ne se produit après 13 jours.

A la lumière de ces quelques observations, il nous est possible d'affirmer que le pouvoir fécondant des spermatozoïdes nymphaux est nul, puisqu'il est sans effet ni sur la ponte, ni sur le développement embryonnaire; donc, même si les gonades larvaires (LV) et nymphales présentent précocement toutes les phases de la spermatogenèse, la métamorphose semble être nécessaire à la formation complète de spermatozoïdes fertiles. Cette maturation est atteinte chez l'adulte fraîchement éclos; nous avons vu que les mâles d'un jour s'accouplent immédiatement avec des femelles d'âge adéquat (2 jours).

La spermatogenèse et la maturation des spermatozoïdes est donc préimaginale, tandis que la maturation des oeufs nécessite un développement postmétabolique.

TABLEAU 1

ESSAIS	MATERIEL	AGE. ♀ (J)	AGE ♀ 1°PONTE	PONTE	MOYENNE
1	4 ♀	2	4	28	7
2	3 ♀	2	4	13	4,2
3	5 ♀	3	5	23	4,6
4	5 ♀	2	4	14	2,8

TABLEAU 2

ESSAIS	MATERIEL	AGE J		PREOVIPOSITION J		PONTÉ	
		MALE	FEMELLE	AGE ♀	1e PONTÉ J	TOTAL	MOYENNE
1	2♂ ¹ 3♀	1h	1h		3	4	1,3
2	2♂ ¹ 2♀	2	1		4	4	2
3	5♂ ¹ 5♀	3	3		5	9	1,8
4	5♂ ¹ 5♀	2	2		4	26	5,2

TABLEAU 3.1

				PREOVL.	NB.SPERM./ ♀	PONTÉ / ♀
1	1♂ ¹	x	1♀	12h	1	82
2		"	2	12h	1	110
3		"	3	7?	0	4
4		"	2	1	2	148

TABLEAU 3.2

ESSAIS	MATÉRIEL	AGE Q		T → COP	DUREE COP	PREOVIPO_H	PONTE	J	E PONTE	NB. SPERM./ ♀
		♂	♀							
1	4♂v x 1♀v	1J	1J	QQ.h.	—	24	96	1 2 3	18 76 96	1
2	4♂v x 1♀v	3J	1h	3J	1h	24	78	1 2 3	36 38 78	1
3	5♂v x 1♀v	3J	3J	QQ.h	—	24	196	1 2 3 7	19 76 120 196	2 GROS
4	5♂v x 1♀v	2J	2J	QQ.h.	—	24	6?	1 2 3 7	5 5 5 6	2 ↙ GROS ↘ PETIT

TABLEAU 3.3

1	1♂v x 3♀v	1h	3J	—	24	184/2	92	2♀ : 1 SP. 1♀ : 0 SP.
2	1♂v x 3♀v	2J	24h.	—	24	54/1	54	1♀ : 1 SP. 2♀ : 0 SP.
3	1♂v x 5♀v	3J	24h.	—	24	137/2	68,5	2♀ : 1 SP. 3♀ : 0 SP.
4	1♂v x 5♀v	2J	11 1/2 J	1h 2	24	51(n) 99(2) 250(3) 640(7)	160	1♀ : 1 SP. GROS 3♀ : 1 SP. PETIT 1♀ : 0 SP.

TABLEAU 4.1

ESSAIS	MATERIEL	ÂGE ♀	T. COP	DUREE COP	PREOVIPO. H.	PONTE	MOYENNE	NB. SPERM. / ♀
1	3QV x 3QV ♀	2J 2J	12 H 24 H	30' / 2 GROS 15' / SPERM. 8H 1	24	145 / 2	72,5	1Q : 2 GROS 1Q : 1 1Q : 0
2	3QV x 3QV ♀	2J 2J	/	/	24	168 / 3	56	1Q : 1 1Q : 1 1Q : 1 PETIT
3	5QV x 5QV ♀	3J 3J	24 H	2H 30'	24	529 / 4	132	3Q : 1 1Q : 2 1Q : 0
4	5QV x 5QV ♀	2J 2J	/	/	24	310 / 3	103	1Q : 2 GROS 1Q : 1 PETIT 1Q : 2 GROS 2Q : 0

TABLEAU 4.2

1	10QV x 10QV ♀	3J	1H 24H	1 1/2 2	/	/	/	15Q / 30 : 1 SP. GROS 3Q / 30 : 2 SP. PETIT
2	20QV x 20QV ♀	2J	5' & 15' 24H	20' 30' 2H 30 3H	/	/	/	2Q / 30 : 2 SP. GROS

II TABLEAU 1

ESSAIS	MATERIEL	AGE ♀	T - COP.	DUREE	PREOVIPO.	PONTE	NB. SPERM. / ♀
1	A 10A X 10A1	1J	—	—	—	—	—
	B 0A X 10B1	3J	—	—	24H	(♀B1) 10	1 GROS 0A
	C 10B X 0A1	1J	—	—	24H	(♀A1) 93	2 GROS 0A 0B
2	A 10A X 10A1	3J	24H	13H 30	—	—	—
	B 0A X 0B1	5J	—	—	24H	(♀B1) 118	1
	C 10B X 0A1	5J	—	—	24H	(♀A1) 96	3 2 GROS (A? B?) 1 PETIT (B)
3	10B X [0A X 0A1]	1J	—	1H 1/2	24H	35 1° J 112 3° J 200 9° J	1 GROS
		4J	—	—	—	—	—
4	10B X [0A X 0A1]	1J	—	—	24H	13 8° J	0
		3J	—	—	—	—	—

TABLEAU 2

1	0A X 0A1	3J	—	—	—	0	0
	0A X 0B1	4J	24H	3H	24H	20	2 PETITS
	0A X 0C1	6J	24H	2H	24H	21	2 PETITS
	0A X 0D1	11J	—	—	—	0	0
	0A X 0E1	13J	—	—	—	13	0
	0A X 0A1	3J	—	—	—	—	—

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

I. EVOLUTION DU SYSTEME GENITAL ET GAMETOGENESE

Selon BABCOCK (1971), le système reproducteur des insectes holométaboles n'est pas complètement développé au stade larvaire.

En règle générale, cette loi s'applique en partie à L.pomonella; en effet, au début de cette période (LI et LII), le système reproducteur de cette espèce n'est représenté que par deux cordons effilés, les gonades, situés dorsalement. Selon KING (1970), il apparaît, au second stade larvaire un disque imaginal, en position médioventrale, à l'origine de l'ensemble des divers canaux qui constituent le reste du système reproducteur. De plus, au début de leur formation, ces deux ébauches (gonades et disques), se développent indépendamment l'une de l'autre. KERKIS (1931) stipule, chez D.melanogaster que c'est au début de la période nymphale que vont s'établir les connections entre les gonades et les canaux génitaux. L'origine des canaux reproducteurs, selon KING (1970), serait à la fois ecto- et mésodermique.

En vertu de ce que nous venons de citer, nous observons, chez L.pomonella, un certain nombre de similitudes : apparition d'un épaissement ectodermique médioventral à la fin de la période larvaire, issu vraisemblablement d'un disque imaginal, développement parallèle des gonades et des canaux génitaux pendant la période nymphale, mouvements d'invaginations de l'épaississement ectodermique au début de la nymphose et enfin, connection entre gonades et canaux génitaux au milieu de la période nymphale.

Bien que formant un tout, il est cependant indispensable, pour en comprendre le mécanisme, de distinguer dans le développement du système génital 3 aspects (développement du tractus génital, des gonades et gamétogenèse) qui, chez le Carpopapse, présentent certaines différences; en effet, si l'on compare ce développement entre les deux sexes, nous constatons que l'ensemble des

phénomènes qui le constituent est nettement plus précoce chez le mâle que chez la femelle. Comme l'affirme BRIEN (1966), nous observons que la gamétogenèse s'intègre à cette évolution.

Nous relevons que l'origine embryologique essentielle des divers canaux, aussi bien chez le mâle que chez la femelle, semble être ectodermique. En outre, nous ne sommes pas en mesure de préciser si l'épaississement médio-ventral se compose à la fois d'ectoderme et de mésoderme, comme le précise KING (1970). Toutefois, on peut supposer, par déduction, que ces deux couches tissulaires sont présentes, puisque l'histologie des divers canaux, chez les adultes des deux sexes, montre un épithélium (ectoderme), entouré de tissu conjonctif et parfois musculaire (mésoderme).

Alors que la gonade mâle du dernier stade larvaire (LV) est bien développée (voir ci-dessous), il faut attendre le début de la nymphose (1 jour) pour que se manifestent les premiers mouvements d'invaginations ectodermiques qui marqueront l'emplacement du futur orifice génital mâle; cette observation est en accord avec celle de BODENSTEIN (1950) chez D.melanogaster; cette dépression a lieu au niveau du IXème sternite abdominal. Chez D.melanogaster, KERKIS (1931) démontre que les connections entre canaux génitaux et gonades se manifestent 36 heures après la formation du cocon; contrairement à cela, ces communications prennent place, chez L.pomonella seulement le 6ème jour de la nymphose (NII). Le 9ème jour, la différenciation de l'ensemble des éléments qui composent le tractus génital mâle est achevée.

Il ne nous a pas été possible de mettre en évidence la zone de jonction exacte entre les parties ecto- et mésodermiques du tractus génital mâle; c'est pourquoi, il nous est difficile de déterminer avec certitude l'origine embryologique de chacune de ces différentes parties. Nous pouvons cependant supposer que seuls les canaux déférents seraient d'origine mésodermique, puisqu'avant que les connections n'aient eu lieu, ces derniers se différencient indépendamment de l'ensemble du tractus génital.

Nous savons que pendant la nymphose, les gonades larvaires mâles d'un grand nombre de Lépidoptères évoluent en une gonade imaginale impaire (BOURGOGNE, 1951). Chez L.pomonella, la normogenèse testiculaire se caractérise par deux mouvements morphogénétiques qui interviennent au début de la

nymphose (entre le 1er et le 3ème jour). Chez E. kuhniella, NOWOCK (1972) a déjà démontré ce mécanisme, en étudiant particulièrement l'intervention du contrôle hormonal dans ce phénomène. Nous distinguons tout d'abord un phénomène de fusion qui provoque la réunion des deux gonades larvaires, puis un mouvement de torsion qui crée la convergence des follicules et la jonction des canaux spermatiques. Il serait souhaitable que l'étude du contrôle hormonal de ce mécanisme soit réalisée chez le *Carpocapse*.

Chez la femelle, ce n'est que pendant l'intermue IV et V que la gonade se développe et s'organise en ovarioles; l'enroulement de celles-ci a lieu pendant la nymphose (NII et NIII). Par contre, tout comme le mâle, les premiers mouvements d'invaginations ont lieu le premier jour de la nymphose. Alors que cette dépression est unique chez le mâle, elle est double chez la femelle; en effet, on observe au niveau du IXème sternite abdominal, l'ébauche du futur orifice génital de ponte, tandis que l'orifice de copulation se dessine entre les VIIème et VIIIème sternites abdominaux; l'existence de ces deux invaginations démontre donc bien que la femelle de L. pomonella appartient au type ditrysien. Chez la femelle, nous avons pu établir l'origine embryologique des divers canaux génitaux, puisque nous avons pu observer que les connections entre les parties ecto- et mésodermiques se réalisent entre les oviductes latéraux, préexistants à la jonction, et l'oviducte commun, issu du développement de l'épaississement ectodermique ventral. Cette connection prend place le 9ème jour de la nymphose. Par analogie, cette observation appuierait l'hypothèse que nous avons formulée chez le mâle (voir plus haut). Nous sommes en accord avec LAUVERJAT (1967) qui étudie ce même phénomène chez un Orthoptère, L. migratoria. Par contre, nous sommes en contradiction avec DOBHANSKI (1930) et BODENSTEIN (1950) qui stipulent, chez D. melanogaster, que l'ensemble des conduits génitaux sont issus du disque imaginal. Cependant, nous constatons, en consultant la littérature, qu'il existe des différences marquées en ce qui concerne l'origine embryologique des diverses parties du tractus génital selon les groupes systématiques considérés. Il ne semble donc pas qu'une règle générale puisse être établie rigoureusement.

Le "décalage" évolutif qui existe entre les deux sexes, concernant le développement du tractus génital et des gonades, se retrouve de manière certaine au niveau des mécanismes gamétogénétiques. En effet, le déclenchement de la spermatogenèse est précoce puisqu'elle débute au stade larvaire LIII et se manifeste par la présence, dans les follicules testiculaires, de cystes composés de spermatogonies en phase de différenciation. Si bien que les gonades du dernier stade larvaire LV comprennent toutes les phases caractéristiques de la spermatogenèse, spermiogenèse y compris. Cependant, nous avons démontré que toute la durée de la nymphose est indispensable à la maturation complète des spermatozoïdes; en effet, en testant le pouvoir fécondant des spermatozoïdes nymphaux, en les injectant à des femelles vierges, nous constatons qu'il est sans effet, ni sur la ponte, ni sur le développement embryonnaire; un mâle fraîchement éclos est donc capable de s'accoupler et de féconder une femelle.

Trois traits essentiels et originaux caractérisent la spermatogenèse de L.pomonella; nous avons, en effet, pu mettre en évidence la présence de deux cellules importantes et indispensables au déroulement de la spermatogenèse; ce sont premièrement, la cellule apicale, d'origine germinale et qui forme un complexe "nutritif" avec les spermatogonies, puis la cellule cystique, d'origine mésodermique, dont le cytoplasme sert de point d'attache aux acrosomes des spermatozoïdes; elle coiffe l'apex du faisceau de spermatozoïdes. Enfin, nous avons mis en évidence l'existence de deux lignées spermatiques.

C'est à VERNON (1889) que l'on doit la découverte de la cellule apicale. L'origine et le rôle de cette formation complexe ont soulevé de nombreuses controverses. Certains auteurs, tels que GRUNBERG (1903), MUNSON (1906), CHAPMAN (1969) et d'autres encore attribuent à cette unité une origine germinale, alors que TOYAMA (1894) et NAISSE (1964) lui reconnaissent une origine somatique. Quant à nos propres observations chez L.pomonella, nous penchons pour une origine germinale, étant donné que dans les follicules testiculaires des larves LI et LII, aucun tissu de type mésodermique n'est décelé entre les cellules germinales; de plus, le complexe que forme la cellule apicale avec les spermatogonies s'organise vraisemblablement au

moment de la différenciation des cellules germinales en spermatogonies . Comme le décrit CARSON (1945), la proximité de la cellule apicale avec les spermatogonies dont les prolongements cytoplasmiques sont en contact direct avec celui de la cellule centrale et apicale, nous permet d'attribuer à ce complexe un rôle nutritif .

La plupart des auteurs s'accordent pour dire que la cellule apicale se caractérise également par un caractère temporaire et qu'elle disparaît dès que la spermatogenèse se déclenche . Il en est de même pour L.pomonella, chez lequel cette cellule dégénère dès que les spermatogonies s'organisent en cyste, ceci correspondant à la période de multiplication des spermatogonies . Nous avons également observé qu'il n'y a jamais qu'une seule cellule apicale par follicule .

Nous remarquons que chaque faisceau de spermatozoïdes comporte à son apex une cellule de grande taille que nous avons appelée, par analogie avec les travaux de ANDERSON (1950) et selon la nomenclature de l'auteur : cellule cystique . Cette formation n'apparaît qu'une fois le faisceau structuré ; elle ne semble donc pas appartenir au faisceau lui-même, ce qui nous permet de dire que son origine serait mésodermique . On peut en effet supposer qu'une cellule appartenant au cyste subirait certaines modifications, après quoi elle migrerait pour venir "coiffer" l'apex de chaque faisceau de spermatozoïdes . Nous relevons que les acrosomes des spermatozoïdes sont implantés dans le cytoplasme de la cellule cystique et qu'au fur et à mesure de son évolution cette dernière semble se "vider" de son contenu . Ces deux remarques nous permettent d'attribuer à cette formation un rôle nutritif, sans pour autant l'avoir démontré . Notons que de semblables observations ont été rapportées par ZYLBBERG (1969) chez un autre Lépidoptère, P.brassicae .

Nous avons établi que la spermiogenèse de L.pomonella donne naissance à deux lignées spermatiques . En effet, nous observons qu'au cours de la spermiogenèse, il se forme parallèlement à la lignée spermatique typique, une seconde lignée dite atypique, composée de spermatozoïdes apyrènes, stériles . Les caractéristiques qui différencient ces deux lignées résident essentiellement dans l'évolution et la modification nucléaire qui ont lieu au cours de la spermiogenèse . Les faisceaux de spermatozoïdes apyrènes acquièrent la structure fondamentale des faisceaux de la lignée typique ; néanmoins, les

noyaux des spermatozoïdes demeurent sphériques et se disposent sans ordre le long du flagelle. Ce faisceau est dépourvu de cellule cystique. Selon FRIEDLANDER (1972), les spermatozoïdes apyrènes joueraient le rôle de transporteur des spermatozoïdes eupyrènes dans les voies génitales de la femelle. A la lumière de ces observations, nous avons pu démontrer que chez le Carpocapse, en étudiant la mobilité des spermatozoïdes (voir expérimentation) seuls les spermatozoïdes apyrènes sont dotés de mobilité; par conséquent, ils seraient les transporteurs des spermatozoïdes eupyrènes fertiles, dépourvus de mobilité. Le déroulement des processus ovogénétiques présente moins d'originalité que la spermatogénèse. Toutefois, nous soulignons que le phénomène est beaucoup plus tardif que la spermatogénèse, puisque la différenciation de l'ovocyte n'a lieu qu'au début de la nymphose (NI). Le 6ème jour de la nymphose, l'ovariole se polarise et l'on peut distinguer le germarium et le vitellarium; au niveau de ce dernier le follicule s'organise. Les premiers signes de la prévitellogénèse commencent à se manifester, au niveau des trophocytes, entre le 7ème et le 12ème jour de la nymphose. C'est pendant cette période que va se former une structure tout à fait particulière que l'on a qualifiée, par analogie aux travaux de LIMA de FARIA (1969) et de HAYES-BAKKEN (1973), "Amas d'ADN". L'application de la technique de Brachet nous a permis de démontrer que ce corps, caractéristique de l'activité synthétique des trophocytes, se compose de deux couches concentriques : une masse périphérique dense, l'ADN, qui sécrète, sous forme de "vacuoles" centrales, le RNA. Ces "vésicules" fusionnent et occupent finalement le centre de cet amas. Ce matériel nutritif, synthétisé de la sorte dans les trophocytes, va s'écouler, par le pore médian, dans l'ovocyte. Ce n'est qu'au stade préimaginal que la vitellogénèse débute.

II. LA REPRODUCTION ET LA PONTE

Les commentaires que nous allons formuler à ce propos seront plus succincts, étant donné que chaque expérience a été discutée dans le texte, sous la rubrique "interprétation des résultats".

Nous faisons toutefois remarquer qu'une certaine prudence est à observer quant aux conclusions que nous établissons, car le nombre d'individus utilisés est parfois insuffisant. D'autre part, l'influence des diverses stimulations externes sur l'activité reproductrice du *Carpocapse* n'entre pas en ligne de compte dans notre étude étant donné que les conditions d'élevage sont constantes. Toutefois, cette activité est dépendante de facteurs intrinsèques correspondant à l'état physiologique des femelles.

1. La fécondité des femelles vierges, comparée à celle des femelles copulées, est faible. Ceci démontre l'intervention indispensable de la copulation.
2. La réception d'un spermatophore de taille normale est nécessaire à la ponte; en d'autres termes, la ponte dépend d'une quantité adéquate de spermatozoïdes. Cette observation est en accord avec celle de BENZ (1970). Donc, la copulation stimule la ponte.
3. Une femelle fraîchement éclos (1 jour) présente un état de maturation sexuelle des ovaires juvénile, ce qui se traduit par la présence de 2 à 3 oeufs "mûrs" par ovariole.
4. La femelle du *Carpocapse* a besoin d'un développement postimaginal pour la maturation complète de ses oeufs. Cette maturation se réalise en 2 jours, sans l'intervention de la copulation.
5. Nous pouvons donc admettre que la copulation stimule uniquement la ponte et que la maturation des oeufs en est indépendante. Cette remarque s'oppose à celle de SCHMID (1968) qui stipule que, chez le *Carpocapse*, ces deux phénomènes sont stimulés par la copulation.
6. Le temps nécessaire pour que se réalise l'accouplement dépend strictement de l'âge des femelles vierges (âge favorable 2 jours), ce laps de temps correspond à la maturation des ovaires.
7. Cette condition une fois requise, cette durée dépend secondairement du nombre de couples mis en présence (compétition), ainsi que de l'activité sexuelle des mâles, stimulée par la production de phéromones femelles.

8. La durée de la copulation se situe, en général, entre 30 minutes et 1 heure. Cependant, cette valeur peut atteindre : 3, 5 et 8 heures (un seul cas où la copulation a duré 17 heures). Il nous est difficile, étant donné la variabilité des résultats, de déterminer si la durée de la copulation est proportionnelle au nombre de spermatophores reçus.
9. Nous pouvons, cependant, affirmer qu'au cours d'une copulation d'une durée courante (1 heure), un seul spermatophore est placé dans la bourse copulatrice de la femelle.
10. On dénombre un maximum de 4 spermatophores par femelle, mais de taille variable. Dans ce cas, on considère que cette femelle a été copulée par le même mâle.
11. Par contre, la présence de deux spermatophores de taille normale provient de deux mâles différents. Nous avons, en effet, démontré que le mâle du Carpopapse peut former plusieurs spermatophores, dont un seul seulement est de taille normale.
12. Une femelle, déjà copulée, ne repousse pas un second mâle (pas d'effet de répulsion), bien qu'elle ait déjà reçu un gros spermatophore.
13. Selon GERBER (1970), les Lépidoptères produisent leur spermatophore pendant l'accouplement. Nous avons, cependant, démontré, comme BENZ (1970), que le mâle du Carpopapse échappe à cette règle. En effet, des mâles mis en présence de femelles vierges et isolés de ces dernières par un obstacle (grillage) émettent un spermatophore complètement formé, sans accouplement. L'examen histologique des testicules, à n'importe quel âge, soit vierge, soit après l'accouplement, montre une maturation sexuelle complète de la gonade. La spermatogenèse est donc continue.
14. Par contre, la femelle, outre la nécessité d'un développement postimaginal des ovaires, montre, après la ponte, un état juvénile de ses ovaires. Pour qu'une deuxième copulation (suivie de ponte) soit possible, il doit donc s'écouler un certain temps (environ 3 à 5 jours) pour permettre à l'ovaire de mûrir un nouveau lot d'oeufs. La maturation sexuelle est cyclique chez la femelle.

15. Nous avons également montré que le mouvement des spermatozoïdes n'est visible que dans le spermatophore, une fois celui-ci logé dans la bourse copulatrice.
 16. Nous avons vu que le Carpacapse possède deux types de spermatozoïdes, correspondant probablement aux eupyrènes et qui sont transportés dans le réceptacle séminal grâce aux spermatozoïdes apyrènes.
 17. Nous n'avons jamais observé la fusion des pronucléi, dans l'ovocyte. Cependant, nous avons décelé, au niveau de l'oviducte, la présence de spermatozoïdes, 1 heure $\frac{1}{2}$ après l'accouplement. On en déduit que les spermatozoïdes, une fois libérés du spermatophore, gagnent rapidement le lieu où doit se réaliser la fécondation.
 18. La préoviposition est constante et s'élève à 24 heures après la copulation.
 19. Nous avons également testé le pouvoir fécondant des spermatozoïdes nymphaux et nous constatons qu'il est sans effet ni sur la ponte, ni sur le développement embryonnaire. La métamorphose est donc nécessaire à la formation de spermatozoïdes fertiles.
-

RESUME

1. Le mâle de *L.pomonella* présente une précocité sexuelle plus marquée que la femelle, aussi bien dans le développement des gonades que dans la gamétogenèse.
 2. En examinant le déroulement de la spermatogenèse, nous avons mis en évidence l'existence de deux types de cellules vraisemblablement nutritives : la cellule apicale, d'origine germinale, et la cellule cystique, d'origine mésodermique.
A côté de la lignée spermatique typique, représentée par les spermatozoïdes fertiles, dits eupyrènes, nous avons souligné la présence d'une seconde lignée spermatique atypique, représentée par des spermatozoïdes stériles, dits apyrènes.
 3. Au cours de la phase prévitellogénétique, nous notons l'apparition d'une structure particulière que nous qualifions, par analogie, "d'Amas d'ADN". Le début de la vitellogenèse se caractérise par la création d'espaces intercellulaires, démontrant le passage des précurseurs vitellins incorporés par pinocytose, dans l'ovocyte. Les cellules folliculaires semblent participer activement à la synthèse du vitellus.
 4. Au cours de nos expérimentations, nous établissons que :
 - a) La maturation sexuelle des oeufs a besoin d'un développement postmétabolique de deux jours. Sous cette condition seulement, l'accouplement peut avoir lieu.
 - b) La ponte dépend strictement de la copulation. La maturation des oeufs se réalise sans l'intervention de la copulation.
 - c) Le mâle de *L.pomonella* peut former plusieurs spermatophores dont un seul cependant est de taille normale. L'élaboration du spermatophore a lieu avant l'accouplement.
 - d) La métamorphose est nécessaire à la production de spermatozoïdes fertiles.
-

BIBLIOGRAPHIE

1. ABOIM A.N. (1945) Développement embryonnaire des gonades normales et agamétiques de *Drosophila melanogaster*. Rev. Suisse Zool., 52, 53-154.
2. ALLEGRET P. (1971) Observations données expérimentalement sur le fonctionnement des gonades de Lépidoptères ne présentant pas d'alimentation à l'état imago. Proceed. XIIIème Int. Congr. Entomology (Août 1968).
3. ALLMAN S.L. (1930) Studies of the anatomy and histology of the reproductive system of the female Codling moth, *Carpocapsa pomonella* L. Publi. Entomol., 5, 135-164.
4. ANDERSON E. (1964) Oocyte differentiation and vitellogenesis in the Cockroach, *Periplaneta americana*. J. Cell. Biol., 20, 1, 131-155.
5. ANDERSON J.M. (1950) A cytological and cytochemical study of the testicular cystcells in the Japanese beetle. Physiol. Zool., 23, 308-316.
6. ANDERSON W.A. (1969) RNA synthesis in nuclei and mitochondria during spermiogenesis of *Lombricus terrestris*. J. Submicr. Cytol., 1, 25-34.
7. BABCOCK M.B. (1971) Oviduct development in *Drosophila melanogaster*. I : Effects of ovariectomy and genital disc transplantation. Wilhelm Roux'Archiv Entw. Organism., 167, 1, 1-23.
8. BABCOCK M.B. (1971) Oviduct development in *Drosophila melanogaster*. II : Metamorphic events in normal and ovariectomized female. Wilhelm Roux'Archiv Entw. Organism., 167, 1, 24-63.

9. BALACHOWSKI A. (1939) Cinq années de recherches sur le Carpocapse, *Laspeyresia pomonella* L. An.Epiph., 5, 123-168.
10. BARNES M. (1966) Sex pheromone's gland in the female Codling moth, *Carpocapsa pomonella* L. Ann. Entomol. Soc. Am., 59, 4, 732-734.
11. BARROS-PITA J.C. (1971) Protective paraffin infiltration of soft tissues in Insect to facilitate softening of hard exoskeleton. Stain Technol., 46, 4, 171-175.
12. BENZ G. (1969) Influence of mating, insemination and other factors on oogenesis and ovoposition in the moth, *Zeirapheira didiana*. J. Insect Physiol., 15, 55-71.
13. BENZ G. (1970) The influence of the presence of individuals of opposite sex and some other stimuli on sexual activity, oogenesis and ovoposition in five lepidopterous species. Colloque intern. CNRS, Tours., 189, 175-206.
14. BENZ G. (1970) The stimulation of oogenesis in *Pieris brassicae* by the juvenile hormone derivative farnesenic acid ethyl ester. Experientia, 26, 1012.
15. BENZ G. et WAGER R. (1971) Autoradiographic studies on nucleic acid metabolism in granulosis-infected fatbody of larvae of *Carpocapsa pomonella*. J. Invertebrate pathol., 18, 1, 70-80.
16. BIER K. (1962) Autoradiographische Untersuchungen zur Dotterbildung. Naturwiss., 49, 332-333.
17. BIER K. (1963) Autoradiographische Untersuchungen über die Leistungen des Follikel epithels und der Nährzellen bei der Dotterbildung und Eiweissynthese im Fliegenovar. Wilhelm Roux'Arch. Entwickl. Mech. Organism., 154, 552-575.

18. BODENSTEIN D. (1950) The postembryonic development of *Drosophila*. In : *Biology of Drosophila*, Demerec, ed. New-York, Wiley and Sons.
19. BONHAG Ph. F. (1953) The functional anatomy of the male and female reproductive systems of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas). *J. Morph.*, 93, 2, 177-547.
20. BONHAG Ph. F. (1958) Ovarian structure and vitellogenesis in Insects. *Ann. Rev. Entomol.*, III, 137-160.
21. BOUNHIOL J.J. (1972) Aperçu de la physiologie animale des Lépidoptères. *Bull. Soc. Zool. France*, 97, 4, 559-602.
22. BOURGOGNE J. (1951) Les Lépidoptères. *Traité de Zoologie : Anatomie systématique et Biologie*. Tome X, fasc. 1, Ed. Masson, Paris.
23. BOVEY P. (1949) Le Carpocapse des pommes, *Enarmonia pomonella* L., ravageur des abricots en Valais. *Mitt. Schweiz. Entomol. Gesell.* Tome XXII, fasc. 2, 137-172.
24. BRIEN P. (1966) *Biologie de la reproduction animale*. Ed. Masson, Paris.
25. BRINTON F. E. et PROVERBS M.D. (1969) Artificial diet for mass production of the Codling moth, *Carpocapsa pomonella* L. (Lepidoptera : Olethreutidae). *Can. J. Entomol.*, 101, 6, 577-584.
26. CARSON H. L. (1945) A comparative study of the apical cell of the insect testis. *J. Morph.*, 77, 141-161.
27. CASPERSSON T. (1951) *Cell growth and cell function*. New-York.
28. CASSIER P. (1970) Contribution à l'étude infrastructurale du système neurosécréteur rétro-cérébral chez *Locusta*. I : les corps cardiaques. *Zeit. Zellforsch. Mikros. Anat.*, III, 4, 471-482.

29. CASSIER P. (1970) Contribution à l'étude infrastructurale du système neurosécréteur rétrocébral chez *Locusta*. II : Transit neurosécréteur. *Zeit. Zellforsch. Mikros. Anat.*, III, 4, 483-
30. CAUSSANEL Cl. (1972) Influence de la prise de nourriture et de la copulation sur le cycle ovarien et endocrine de *Labidura riparia*. *C.R. Acad. Sci. Paris*. Tome 274, 560-563.
31. CHAPMAN R.F. (1969) *The Insects : Structure and Function*. English Univ. Press, London.
32. CHOLODOWSKI N. (1905) *Über den Bau des Dipterenhodens*. *Zeit. Wiss. Zool.*, 82, 389-410.
33. CLIFT A.D. (1971) Control of germinal activity and yolk deposition in nonterminal oocytes of *Lucilia cuprina* (Diptera). *J. Insect Physiol.*, 17, 4, 601-606.
34. CLOUTIER E.J. et BECK S.D. (1963) Spermatogenesis and diapause in the European Corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 56, 3, 253-255.
35. COLES G.C. (1965) Haemolymph proteins and yolk formation in *Rhodnius prolixus*. *Stal. J. Exp. Biol.*, 43, 425-431.
36. COUTIN R. et GRISON P. (1951) *Biologie du Carpocapse et avis de traitement*. *Bull. Hort. belge-N.S.*, VI, 99-106.
37. CRUICKSHANK W.J. (1964) Formation and possible function of the "accessory yolk nuclei" in *Anagasta kühniella*. *Nature*, 201, 734-735. London.
38. CRUICKSHANK W.J. (1971) Follicle cell protein synthesis in moth oocytes. *J. Insect Physiol.*, 17, 2, 217-232.
39. CRUICKSHANK W.J. (1972) The formation of the accessory nuclei and annulate lamellae in the oocytes of *Anagasta kühniella*. *Zeit. Zellforsch. Mikrosk. Anat.*, 130, 2, 181-192.

40. CUMMINGS M. et ROBIN M. (1971) Biochemical aspects of oogenesis in *Drosophila melanogaster*. J. Insect Physiol., 17, 2105-2118.
41. CURGY J.J. (1972) Synthèse de RNA dans le chondriome au cours de la spermiogenèse chez *Drosophila*. Zeit. Zellforsch. Mikrosk. Anat., 125, 31-44.
42. DAVIDSON J.N. (1957) The biochemistry of the nucleic acid. Ed. Wiley, New-York.
43. DAVIS N.T. (1964) Studies on the reproductive physiology of Cemicidae (Hemiptera). I : Fecundation and egg maturation. J. Insect Physiol., 10, 947-963.
44. DEPDOLLA P. (1928) Die Keimzellenbildung und die Befruchtung bei den Insekten In "Handbuch der Entomologie", Schröder C., 1, 825-1116.
45. DESCAMPS M. (1971) Rôle de la pars dans le déroulement du cycle spertogénétique de *Lithobius forficatus*. C.R. Sci. Nat., 273, 7, 768-770.
46. DESEO K.V. (1971) Study of factors influencing the fecundity and fertility of Codling moth, *Laspeyresia pomonella* L. Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung., 6, 1-4, 243-252.
47. DOBZHANSKY Th. (1930) Studies on the intersexes and supersexes in *Drosophila melanogaster*. Bull. Bureau Genet. Leningrad, 8, 91-458.
48. DU BOIS A.M. (1966) Précis de technique histologique. Ecole de Médecine Genève.
49. DUPOIS J. (1964) La tératogenèse germinale mâle des Gastropodes et ses rapports avec l'oogenèse atypique et la formation des œufs nourriciers. Arch. Zool. Exp. Gen., 103, 217-368.

50. ECONOMOPOULOS A.P. (1971) Growth and differentiation of the testes in the large milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus*. J. Exp. Zool., 77, 4, 391-405.
51. EIDMANN H. (1929) Morphologische und physiologische Untersuchungen am weiblichen Genitalapparat der Lepidopteren. I : Morphologischer Teil. Zeit. Entomol., Berlin, 15, 1-66.
52. EIDMANN H. (1931) Morphologische und physiologische Untersuchungen am weiblichen Genitalapparat der Lepidopteren. II : Physiologischer Teil. Zeit. Entomol., Berlin, 18, 57-112.
53. ENGELS W. et DRESCHER W. (1964) Einbau von H³-Glucose während der Oogenese bei *Apis mellifica* L. Experientia, 20, 445-447.
54. ENGELMANN F. (1957) Die Steuerung der Ovarfunktion bei der ovoviviparen Schabe *Leucophaea maderaea* (Fabr.). J. Insect Physiol., 1, 257-278.
55. ENGELMANN F. (1958) The stimulation of the corpora allata in *Diploptera punctata* (Blattaria). Anat. Rec., 132, 432-433.
56. ENGELMANN F. (1970) Stimulation of mechanoreceptors as related to productive activity in certain Insects species. Coll. Int. CNRS. Tours, 189, 257-266.
57. ENGELMANN F. (1970) The physiology of Insect reproduction. Vol. 44, Pergamon Press, New-York.
58. FALCON L.A. et Al. (1968) Preliminary evaluation of a granulosis virus for control of Codling moth. J. Econ. Entomol., 61, 5, 1208-1213.
59. FRIEDLANDER M. (1972) The fate of normal-anucleate spermatozoa in inseminated female of the silkworm, *Bombyx mori*. J. Morph., 138, 1, 121-130.

60. GABE M. (1968) Précis de techniques histologiques. Ed. Masson et Cie, Paris.
61. GASSNER G. et BRELAND O.P. (1967) A phase-contrast study of the spermatozoa of the tiger beetle (Coleoptera). Ann. Entomol. Soc. Am., 60, 244-248.
62. GEOFFRION R. (1959) Etude biologique de la Cochylis et de l'Eudemis (Clysia ambigella Hb. et Polychrosis botrana Schiff) dans les vignobles du Val de Loire et recherches expérimentales sur la fécondité de la Carpocapse (Laspeyresia pomonella L.). Thèse, Fac. Sci. Univ. Poitiers. 204 pages.
63. GERBER G.H. (1970) Evolution methods of spermatophore formation in Pterygotan Insects. Can. Entomol., 102, 3, 358-362.
64. GIRARDIE A. (1970) Neurosécrétions cérébrales chez les Acridiens. Bull. Soc. Zool. France, 95, 4, 783-802.
65. GIRARDIE A. (1971) Hormones et mécanismes endocrines contrôlant l'activité génitale de Locusta migratoria migr. Arch. Zool. Exp. Gen., 112, 4, 635-648.
66. GROSSFIELD J. (1972) Divergence of the neural control of ovoposition in Drosophila melanogaster. J. Insect Physiol., 18, 237-
67. GRUNBERG K. (1903) Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Zeit. Wiss. Zool., Bd LXXIV.
68. HADORN E. et REMENSBERGER P. (1964) Autonomie in der Hodenentwicklung und Dissoziation von Chemogenese und Histogenese bei Drosophila melanogaster. Rev. Suisse Zool., 71, 583-592.

69. HAMSTEAD E.D. (1950) Codling moth oocytes studies. J. Econ. Entomol., 43, 5, 724-726.
70. HANNAH-ALAVA A. (1964) The brood-pattern of X-rays induced mutational damage in the germ cells of *Drosophila melanogaster* males. Mutation Res., 1, 414-436.
71. HANSEN L.D. et HARWOOD R. F. (1968) Comparisons of diapause and non diapause larvae of the Codling moth, *Carpocapsa pomonella* L. Ann. Entomol. Soc. Am., 61, 6, 1611-1617.
72. HAYES-BAKKEN A. (1973) A cytological and genetic study of oogenesis in *Drosophila melanogaster*. Dev. Biol., 33, 100-122.
73. HIGHNAM K.C. (1961) Induced changes in the amounts of material in the neurosecretory system of the desert Locust. Nature, 191, 199-200.
74. HIGHNAM K.C. (1964) Endocrine relationships in Insect reproduction. Roy. Entomol. Soc., London. Symp., 2, 26-42.
75. HOFFMANN J. H. (1970) Neuroendocrine control of diapause and oocytes maturation in the beetle, *Pterostichus nigrity*. J. Insect Physiol., 16, 4, 629-642.
76. HOLT G.G. et NORTH D.T. (1970) Spermatogenesis in the cabbage looper, *Trichoplusia ni* (Lepidoptera : Noctuidae). Ann. Entomol. Soc. Am., 63, 2, 501-507.
77. HOPKINS C.R. (1964) The histochemistry and fine structure of the accessory nuclei in *Bombus terrestris*. Quart. J. Micros. Sci., 105, 475-480.
78. HOPKINS C.R. et KING P. E. (1966) An electron-microscopical and histochemical study of the oocyte periphery in *Bombus terrestris* during vitellogenesis. J. Cell. Sci., 1, 201-216.

79. HUGHES M. (1970) The synthesis and secretion of ribosomes by nurse cells of *Antheraea polyphemus*. *Dev. Biol.*, 23, 4, 651-664.
80. JOHANNSEN O. A. (1929) Some phases in the embryonic development of *Diacrisia virginica*. *J. Morph.*, 48, 493-541.
81. JOHANSSON A. S. (1958) Relation of nutrition to endocrine-reproductive functions in the milk-weed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas). *Nyt. Mag. Zool.*, 7, 5, 132.
82. JOLY P. (1968) *Endocrinologie des insectes*. Monographie, 7. Ed. Masson, Paris.
83. KARNOWSKA-GORSKA Z. (1956) *Folia Morph.*, part. I : 7, 15-24.
part. II : 7, 79-100.
84. KAWAGUCHI E. (1928) Cytologische Untersuchungen am Seiden-spinner und seinen Verwandten. I : Gametogenese von *Bombyx mandarina* M. und ihrer Bastarde. *Zeit. Zellforsch.*, 7, 520-552.
85. KAYE J. S. (1962) Acrosome formation in the house cricket. *J. Cell. biol.*, 12, 411-431.
86. KERKIS J.J. (1931) The growth of the gonads in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 16, 212-224.
87. KELLER S. (1973) Mikrobiologische Bekämpfung des Apfelwicklers (*Laspeyresia pomonella* L) (= *Carpocapsa pomonella*) mit spezifischem Granulosis Virus. *Zeit. Angew. Entomol.*, Bd. 73, (1973) H., 2, 137-181.
88. KING R. C. (1964) Studies on early stages of insect oogenesis. In "Insect reproduction". Ed. Highman, Roy, *Entomol. Soc.*, London, 2, 13-25.
89. KING R. C. et AGGARVAL S. K. (1965) Oogenesis in *Hyalophora cecropia*. *Growth*, 29, 17-83.

90. KING R.C. et (1968) The development of the female *Drosophila*
AGGARVAL S.K. reproductive system. *J. Morph.*, 124,
143-166.
91. KING R.C. (1970) Ovarian development in *Drosophila melano-*
gaster. *Acad. Press New-York*. 217 pages.
92. KING R.C. (1971) Spermatogenesis in *Bombyx mori* I : the
canal system joining sister spermatocytes.
J. Morph., 134, 1, 47-56.
93. KINNEY E. (1926) A cytological study of secretory phenomena
in the silk gland of *Hyphantria cunea*. *Bil.*
Bull. Mar. Biol. Lab., 51, 6, 405-434.
94. KOCH E.A. et (1966) The origin and early differentiation of the
KING R.C. egg chamber of *Drosophila melanogaster*.
J. Morph., 119, 283-304.
95. KRAINSKA M. (1961) A morphological and histological study of
oogenesis in the gall-fly, *Cynips folii*.
Quart. J. Micr. Sci., 102, 119-130.
96. LABEYRIE V. (1970) L'influence des stimuli externes sur la
gamétogenèse des insectes. *Coll. Intern.*
CNRS, Tours. Ed. CNRS, 189, 411 pages.
97. LANGERON M. (1949) Précis de microscopie. Ed. Masson, Paris.
98. LIMA DE FARIA (1969) Handbook of molecular cytology. Wiley inter-
science, New-York.
99. LOCKE M. et (1965) The structure and formation of protein
COLLINS J. V. granules in the fat body of an insect.
J. Cell. Biol., 26, 3, 857-884.
100. LOOF A. de et (1970) Hormonal control of synthesis of vitellogenic
WILDE J. de female protein in the colorado beetle, *Lepti-*
notarsa decemlineata. *J. Insect Physiol.*,
16, 1455-1466.

101. LOPEZ A. W. (1929) Morphological studies of the head and mouthparts of the mature Codling moth larva. *Carpocapsa Pomonella* L. Univ. of California Publications Entomol., 5, 3, 19-36.
102. MAKSYMOW J. K. (1959) Beitrag zur Biologie und Oekologie des grauen Lärchenwicklers, *Zeirapheira griseana* Hb. im Engadin. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versoes, 35, 277-315.
103. MENON M. (1969) Structure of the apical cells of the testis of the Tenebrionid beetle, *Tenebrio molitor* and *Zophobas rugipes*. J. Morph., 127, 4, 409-430.
104. MEOLA S.M. (1970) Sensitive PAF technique for neurosecretory system of Mosquitoes. Trans. Am. Micros. Soc., 89, 1, 66.
105. MEVES F. (1903) Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihr Entstehung nach Beobachtung an *Paludina* und *Pygaera*. Arch. Mikros. Anat., 61, 1.
106. MINKS A. K. (1967) Biochemical aspects of juvenile hormone action in the adult *Locusta migratoria*. Arch. Neerl. Zool., 17, 175-258.
107. MUCKENTHALER F. A. (1964) Autoradiographic study of nucleic acid synthesis during spermatogenesis in the grasshopper, *Melanoplus differentialis*. Exp. cell Research, 35, 531-547.
108. MUNSON J. P. (1906) Spermatogenesis of the butterfly, *Papilio rutileus*. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist., 33, 43-124.
109. NAISSE J. (1964) Contrôle endocrinien de la différenciation sexuelle chez les insectes. Arch. Anat. Microsc. Morph. Exp., 54, 417-428.

110. NATH V. (1956) Cytology of spermatogenesis. Intern. Rev. Cytology, 5, 395-453.
111. NATH V. (1960) Nature, 186, 899.
112. NORRIS M. J. (1933) Experiments on the factors influencing fertility in *Ephestia kühniella*. Proc. Zool. Soc., 903-934.
113. NOWOCK J. (1971) The humoral control of testis development of *Ephestia kühniella* during metamorphosis. Wilhelm Roux'Arch. Entwickl. Org., 168, 1, 20-38.
114. NOWOCK J. (1972) Introduction of imaginal differentiation by ecdysome in the testis of *Ephestia kühniella*. J. Insect Physiol., 18, 9, 1699-1704.
115. PAN M.L., BELL W.J. et TELFER W.H. (1969) Vitellogenic blood protein synthesis by insect fat body. Science, Wash., 165, 393-394.
116. PAN M. L. (1971) The synthesis of vitellogenin in the *Cecropia* silkworm. J. Insect Physiol., 17, 4, 677-689.
117. PANELIUS S. (1968) Germ line and oogenesis during paedogenetic reproduction in *Heteropeza pygmea* W. (Diptère). Chromosoma, 23, 333-345.
118. PHIPPS J. (1949) The structure and maturation of the ovaries in British Acriditae (Orthoptère). Trans. Roy. Entomol. Soc., London, 100, 233-247.
119. PHIPPS J. (1966) Ovulation and oocyte resorption in Acridoidae (Orthoptera). Proc. Roy. Entomol. Soc. London A, 41, 78-86.
120. PITTENDRIGH C.S. (1958) Adaptation, natural selection and behaviour. In "Behaviour and Evolution". Ed. Roe. et Simpson, 390-419, Yale Univ. Press.
121. PRAVIEL G. (1937) Notes sur la morphologie externe du *Carpocapsa pomonella*. Rev. Pathol. Veg. Agr. France, 24, 112-120.

122. PROVERBS M. D. (1967) Autocidal control of the Codling moth by release of males and females sterilized as adults by gamma radiation. J. Econom. Entomol., 60, 5, 1302-1306.
123. PROVERBS M. D. (1967) Progress on the sterile Codling moth control program. Proc. of sixty-third Ann. Meeting. Washington State Horticultural Association., p. 17-18.
124. PROVERBS M. D. (1969) Induced sterilization and control of insects. Ann. Rev. Entomol., 14, 81-102.
125. PROVERBS M. D. (1969) Codling moth control by release of radiation-sterilized moths in a commercial apple orchard. J. Econ. Entomol., 62, 6, 1331-1334.
126. RAMAMURTY P. S. (1964) On the contribution of the follicle epithelium to the deposition of yolk in the oocyte of *Panorpa communis* (Mecoptera). Exp. Cell Research., 33, 601-605.
127. RASMUSSEN S.W. (1973) Ultrastructural studies of spermatogenesis in *Drosophila melanogaster* Meig. Zeit. Zell., 140, 125-144.
128. RHOADES M. M. (1961) Meiosis. Ed. Brachet, J. et Mirsky A. E. The Cell, 3, 1-75.
129. ROTH L. M. (1964) Control of reproduction in females Cockroaches with special reference to *Nauphoeta cinerea*. I : First pre-oviposition period. J. Insect Physiol., 10, 915-945.
130. ROTH L. M. (1964) Control of reproduction in female Cockroaches with special reference to *Nauphoeta cinerea*. II : Gestation and postparturition. Psyche, 71, 198-243.
131. SCHEURER R. (1969) Haemolymph proteins and yolk formation in the Cockroach, *Leucophaea maderae*. J. Insect Physiol., 15, 1673-1681.

132. SCHMID K. (1968) Der Einfluss der Kopulation auf Eiproduktion und Eiablage beim Apfelwickler (*Laspeyresia pomonella* L.) Diploma Thesis, Swiss federal Institute Technology, Zürich.
133. SCHMIDT E. L. et WILLIAMS C. M. (1953) Physiology of insect diapause. V : Assay of the growth and differentiation hormone of Lepidoptera by the method of tissue culture. Biol. Bull., 105, 174-187.
134. SNODGRASS R. E. (1935) Principles of insect morphology. Mc Graw-Hill, New-York.
135. STAY B. (1965) Protein uptake in the oocytes of the Cecropia moth. J. Cell Biol., 26, 49-62.
136. SWIDERSKI S. (1965) Cytological and cytochemical studies of oogenesis in *Antheraea pernyi*. Zool. poloniae, 15, 3-4, 169.
137. TAKEDA N. (1971) Effects of some phytecdysones on spermatogenesis of the slug moth prepupa, *Monema*. Appl. Entomol. Zool., 7, 1, 37.
138. TAKEDA N. (1972) Effect of ecdysterone on spermatogenesis in the diapausing slug moth pharate pupa. J. Insect Physiol., 18, 571-580.
139. TAKEUCHI S. (1969) Endocrinological studies on spermatogenesis in the silkworm, *Bombyx mori* L. Growth and Diff., 11, 1, 8-28.
140. TAYLOR O. R. (1967) Relationship of multiple mating to fertility in *Atteva punctella* (Lepidoptera : Yponomeutidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 60, 583-590.
141. TELFER W. H. (1954) Immunological studies of insect metamorphosis. II : The role of a sex-limited blood protein in egg formation by Cecropia silkworm. J. Gen. Physiol., 37, 539-558.
142. TELFER W. H. (1960) The selective accumulation of blood proteins by oocytes of Saturniid moths, Biol. Bull. Woods Hole, 118, 338.

143. TELFER W. H. et MELIUS M. E. (1963) The mechanism of blood protein uptake by insect oocytes. *Am. Zool.*, 3, 185-191.
144. TELFER W. H. (1965) The mechanism and control of yolk formation. *Ann. Rev. Entomol.*, 10, 161-184.
145. TELFER W. H. et SMITH D. S. (1970) Aspects of egg formation. In "Insect ultrastructure". Neville, A.C. Symposium Roy. Entomol. Soc., London., 5, 117-134.
146. THIBOUT E. (1971) Des changements de l'appareil reproducteur des mâles d'*Acrolepia assectella* après la copulation et de leur utilisation en compétition sexuelle. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 273, 1602.
147. TOYAMA K. (1894) Preliminary note on the spermatogenesis of *Bombyx mori*. *Zool. Anz.*, 17, 20-24.
148. TSUENG-HSING C. et RIEMANN J. C. (1967) H3-thymidine radioautographic study of spermatogenesis in the boll weevil, *Anthonomus grandis* (Coléoptère). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 60, 5, 975.
149. VERNON E. (1889) La spermatogenesi nel *Bombyx mori*. *Stazione bacologica sperimentale, Padova*, 8, 1-25.
150. WALKER P. R. (1971) Effect of allatectomy on the growth of the male desert Locust during adult development. *J. Insect Physiol.*, 17, 6, 1125.
151. WEBER H. (1954) *Grundriss der Insektenkunde*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
152. WHITE M. J. (1955) Patterns of spermatogenesis in Grasshoppers. *Austr. J. Zool.*, 3, 222-226.
153. WIESMANN R. (1935) Untersuchungen über den weiblichen Genitalapparat, das Ei und die Embryonalentwicklung der *Carpocapsa*. *Mitt. Schweiz. Entomol. Gesell.*, 16, 370-377.

154. VUFFREY G. (1969) Etude comparée du comportement d'individus de *Carpocapse* (*Laspeyresia pomonella* L.) issus de populations naturelles et d'individus conspécifiques stérilisés et non stérilisés, issus d'élevages. Travail de diplôme EPF, Zurich (non publié).
155. WIGGLESWORTH V.B. (1943) The fate of haemoglobin in *Rhodnius prolixus* and other bloodsucking Arthropods. Proc. Roy. Soc., London B, 131, 313-339.
156. WIGGLESWORTH V. B. (1965) The principles of Insect Physiology. Ed. Methuen, London.
157. ZINSMEISTER P.P. (1971) RNA and protein synthesis in the cockroach ovary. J. Insect Physiol., 17, 1, 29.
158. ZYLBERBERG L. (1969) Contribution à l'étude de la double spermatogénèse chez un Lépidoptère, *Pieris brassicae*, Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim., 12ème série, XI, 4, 569.
-

LISTE DES ABREVIATIONS DES PLANCHES I à XIII

A	Anaphase	IN	Intestin
AC	Acrosome	L	Lipides
AD	Amas d'ADN	LA	Lignée atypique
APH	Accumulation des protéines hémolympatiques	M	Muscle (Pl. I)
CAP	Cellule apicale	M	Métaphase (Pl. IV)
CCY	Cellule cystique	MPL	Membrane plasmique
CD	Cellule en dégénérescence	N	Noyau
CDE	Canal déférent	NCI	Noyau spermatocyte I
CE	Cellule du cyste	NG	Noyau spermatogonie
CF	Cellule folliculaire	NU	Nucléole
CG	Cellule germinale en différenciation	OC	Ovocyte
CGO	Croissance des gonies	OD	Oviducte
CR	Chromocentre	OV	Ovariole
CI, CII	Spermatocytes I et II	OVG	Ovogonie
CIM	Spermatocyte (métaphase)	P	Plage cytoplasmique (Pl. II)
Clin	Spermatocyte (interphase)	PA	Pachytène
CIT	Spermatocyte (télophase)	PC	Prolongement cytoplasmique
CS	Canal spermatique	PE	Plaqué équatoriale
CV	Cellule cystique "vide"	PN	Pinocytose du cortex
CY	Cyste	PO	Pore médian
EF	Epithélium folliculaire	PV	Précurseurs vitellins
EI	Espace intercellulaire	SG	Spermatogonies
F	Follicule (Pl. I et X)	SP	Spermatozoïdes
F	Flagelle (Pl. IX)	ST	Spermatides (I, II, III, IV)
FSP	Faisceau de spermatozoïdes	T	Torsion (Pl. X)
FU	Fusion	T	Télophase (Pl. III)
G et GO	Gonies	T ou TSP	Tête des spermatozoïdes (Pl. VIII)
GP	Gaine péritonéale	TP	Trophocyte
GV	Granules de vitellus	TPD	Dégénérescence des trophocytes
		TR	Trachée
		TU	Tunique
		VG	Vésicule germinale

PLANCHE I

- Fig. A : Coupe sagittale du testicule (LI) avec gonies (GO) et cellules en dégénérescence (CD). X 825.
- Fig. a : Vue d'ensemble (coupe frontale) des gonades larvaires (LI) montrant les 4 follicules (F). X 200 env.
- Fig. B : Coupe transversale semi-fine du testicule (LIII) montrant 2 follicules (F) séparés par l'épithélium folliculaire (EF). X 200 env.
- Fig. b : Détail de la fig. B montrant la gaine péritonéale (GP) et un cyste de spermatogonies (G). X 825.
- Fig. C : Coupe frontale dans la zone médiane d'un follicule testiculaire de larve (LV) montrant toutes les phases de la spermatogenèse. X 200 env.
- Fig. D : Même préparation, mais dans la zone proximale du follicule montrant les faisceaux de spermatozoïdes présents déjà à ce stade. X 200 env.
- Fig. E : Coupe frontale semi-fine d'un follicule testiculaire (LV) montrant la zone apicale. GP, gaine péritonéale; EF, épithélium folliculaire; GO, cyste de spermatogonies; CI, cyste de spermatocytes I. X 825.

PLANCHE II

- Fig. A : Cellule apicale (CAP) dans la zone périphérique d'un testicule adulte, entourée de spermatogonies (GO) (semi-fine). X 825.
- Fig. B : Cellule apicale (nymphé) montrant son noyau (N). X 825
- Fig. C : Cellule apicale (LV) (semi-fine). Remarquer la plage claire (P), ainsi que les prolongements cytoplasmiques des spermatogonies (PC). X 2000 env.
- Fig. D : Détail de la fig. B. X 2000 env.

PLANCHE III (préparations in vivo; contraste de phase)

- Fig. A : Télaphase de spermatogonies (nymphé). X 825.
- Fig. B : Croissance de spermatogonies en interphase (CGO). X 825.
- Fig. C : Spermatocytes en interphase (CIN) et en télaphase (CIT). X 825.
- Fig. D : Fin de télaphase de spermatocytes II (CII) et jeune spermatide (ST). X 825.

PLANCHE IV

- Fig. A : Zone périphérique d'un follicule testiculaire (LV nymphosante : fusion) montrant successivement les spermatogonies (GO), les spermatogonies en croissance (CGO) et la différenciation des spermatocytes I (CI). X 825.
- Fig. a : Détail des spermatocytes I en différenciation (noyau + nucléole). X 2000 env.
- Fig. B : Cyste de spermatocyte en première division de maturation (métaphase) (CIM); dans le même cyste, quelques spermatogonies en croissance (LV nymphosante). X 825.
- Fig. b : Détail de spermatogonies en croissance (NG) (nymphé). X 2000 env.
- Fig. C : Zone périphérique d'un follicule testiculaire (nymphose, torsion) (semi-fine); Cyste de spermatocytes I en métaphase de première division de maturation; plaque équatoriale (PE). X 825.
- Fig. c : Cyste de spermatocytes en interphase (CIN). X 825.
- Fig. D : Cyste de spermatocytes I en métaphase de première division de maturation, début d'anaphase et fin anaphase-début télophase (A). X 2000 env.

PLANCHE V

- Fig. A : Zone périphérique d'un follicule testiculaire adulte montrant les spermatogonies (GO). X 825.
- Fig. a : Cyste de spermatogonies en dégénérescence (LV nymphosante) (semi-fine). X 825.
- Fig. B : Quelques phases spermatogénétiques (préimago). X 825.
- Fig. b : Stade pachytène (PA) de spermatocytes I. X 825.
- Fig. C : Zone périphérique d'un follicule testiculaire adulte montrant les spermatogonies (GO) et les premières phases de la spermiogenèse (ST). X 825.
- Fig. D : Follicule testiculaire d'un adulte sacrifié immédiatement après la copulation. X 825.
- Fig. d : Faisceau de spermatozoïdes apyrènes (adulte) montrant la distribution des noyaux le long des flagelles. X 825.

PLANCHE VI

- Fig. A : Coupe frontale d'un testicule adulte. Remarquer que le follicule est en majeure partie occupé par les spermatozoïdes (SP). X 200 env.
- Fig. B : Coupe frontale d'un testicule (préimago). Remarquer la convergence des follicules vers les canaux déférents (CDE) et la quantité de spermatozoïdes (SP). X 200 env.
- Fig. C : Coupe semi-fine d'un testicule (adulte). Mêmes remarques que pour la fig. A. X 200 env.
- Fig. D : Coupe frontale (semi-fine) d'un testicule adulte dans la zone périphérique de deux follicules. X 200 env.

PLANCHE VII

- Fig. A : Phase de la spermiogenèse (STI, STIII) (LV nymphosante). Coupe semi-fine. X 200 env.
- Fig. B : Cyste de jeunes spermatides (STI). Remarquer la forme et la disposition des cellules (LV nymphosante). Coupe semi-fine. X 825.
- Fig. C : Deuxième stade spermiogénétique (SP II) : allongement des spermatides (LV nymphosante). Coupe semi-fine. X 200 env.
- Fig. D : Allongement du cyste de spermatides (STIII) (nymphé). Coupe semi-fine. X 825.

PLANCHE VIII

- Fig. A : Dernière phase de la différenciation des spermatides (STIV) (nymphé). Semi-fine. X 825.
- Fig. B : Deux faisceaux de spermatozoïdes apyrènes (nymphé); lignée atypique; coupe semi-fine. X 825.
- Fig. b : Cyste de spermatozoïdes apyrènes dans la zone proximale du follicule (nymphé). Coupe semi-fine. X 200 env.
- Fig. C : Faisceau de spermatozoïdes eupyrènes (adulte); lignée typique; X 825.
- Fig. D : Faisceau de spermatozoïdes eupyrènes avec cellule cystique (Ccy) (nymphé) Coupe semi-fine. X 825.
- Fig. d : Détail de la cellule cystique (nymphé). Coupe semi-fine. X 2000 env.

PLANCHE IX

- Fig. A : Faisceau de spermatozoïdes eupyrènes (nymphé) montrant la cellule cystique "vidée"; préparation in vivo; contraste de phase. X 825.
- Fig. B : Noyau des cellules du cyste entourant les flagelles; préparation in vivo; contraste de phase. X 825.
- Fig. C : Coupe transversale et longitudinale de faisceaux de spermatozoïdes eupyrènes (préimago). X 825.

PLANCHE X (coupes semi-fines)

- Fig. A : Coupe frontale d'un testicule (LV nymphosante) après la fusion et montrant la différenciation complète des canaux spermatiques (CS) à la base de chaque follicule (F). X 825.
- Fig. B : Détail de la différenciation des canaux spermatiques et zone de fusion des deux gonades larvaires. X 200 env.
- Fig. C : Zone centrale du testicule (nymphose) montrant la torsion (T) de l'ensemble des follicules (F). X 200 env.
- Fig. D : Zone de différenciation des canaux déférents (CDE) (nymphose). X 200 env.

PLANCHE XI (coupes semi-fines; fig. B excepté)

- Fig. A : Follicule d'une femelle adulte (3 jours) en phase prévitellogénétique. X 200 env.
- Fig. B : Pore nutritif médian (PO) d'un follicule en prévitellogenèse. X 825.
- Fig. C : Ovocyte avec vésicule germinale. Apparition des premières granules de vitellus. X 825.
- Fig. D : Communication cytoplasmique entre trophocytes (TP) et ovocyte. X 825.
- Fig. E : Trophocytes en prévitellogenèse montrant les chromocentres (CR) et l'"Amas d'ADN". X 825.
- Fig. e : Détail montrant l'"Amas d'ADN" (AD) avec une zone périphérique (DNA) et centrale (RNA). X 2000 env.

PLANCHE XII (coupes semi-fines)

- Fig. A : Phase vitellogénétique : dégénérescence des trophocytes (TPD). X 825.
- Fig. B : Ovocyte en début de vitellogenèse. Début de l'activité des cellules folliculaires (CF). X 825.
- Fig. C : Création des espaces intercellulaires (EI) au niveau des cellules folliculaires et du cortex permettant le passage des précurseurs vitellins. X 2000 env.
- Fig. D : Pinocytose du cortex avec apparition des pinosomes (PI) et incorporation des précurseurs vitellins (PV) dans l'ovocyte. Accumulation des protéines hémolymphatiques dans l'espace cortical (APH). X 825.

PLANCHE XIII

- Fig. A : Coupe sagittale d'une larve (LI) montrant la position dorsale de la gonade avec des cellules germinales en différenciation (CG). X 825.
- Fig. B : Coupe sagittale de l'ovaire d'une larve (LV) avec ovogonies (OVG). X 825.
- Fig. b : Vue d'ensemble des 4 ovarioles formant l'ovaire d'une larve (LV). X 200 env.
- Fig. C : Coupe frontale d'une ovariole (nymphé I) avec différenciation cellulaire des divers éléments du futur follicule. X 825.
- Fig. c : Vue d'ensemble de l'ovariole et de l'ébauche de l'oviducte (nymphé I). X 200 env.
- Fig. D : Détail de la fig. c, montrant l'ébauche de l'oviducte (OD) entourée de la gaine péritonéale (GP). X 825.

